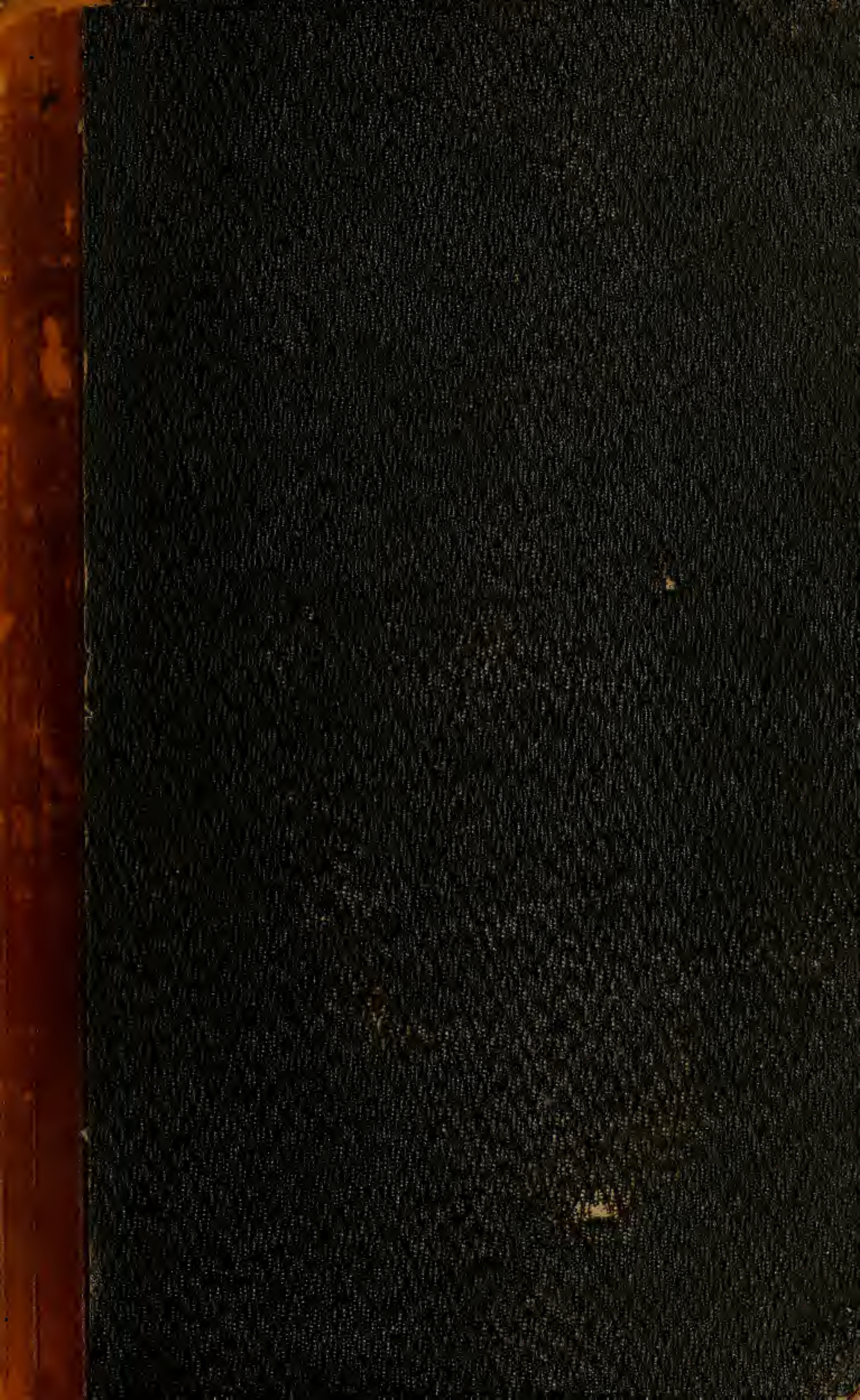
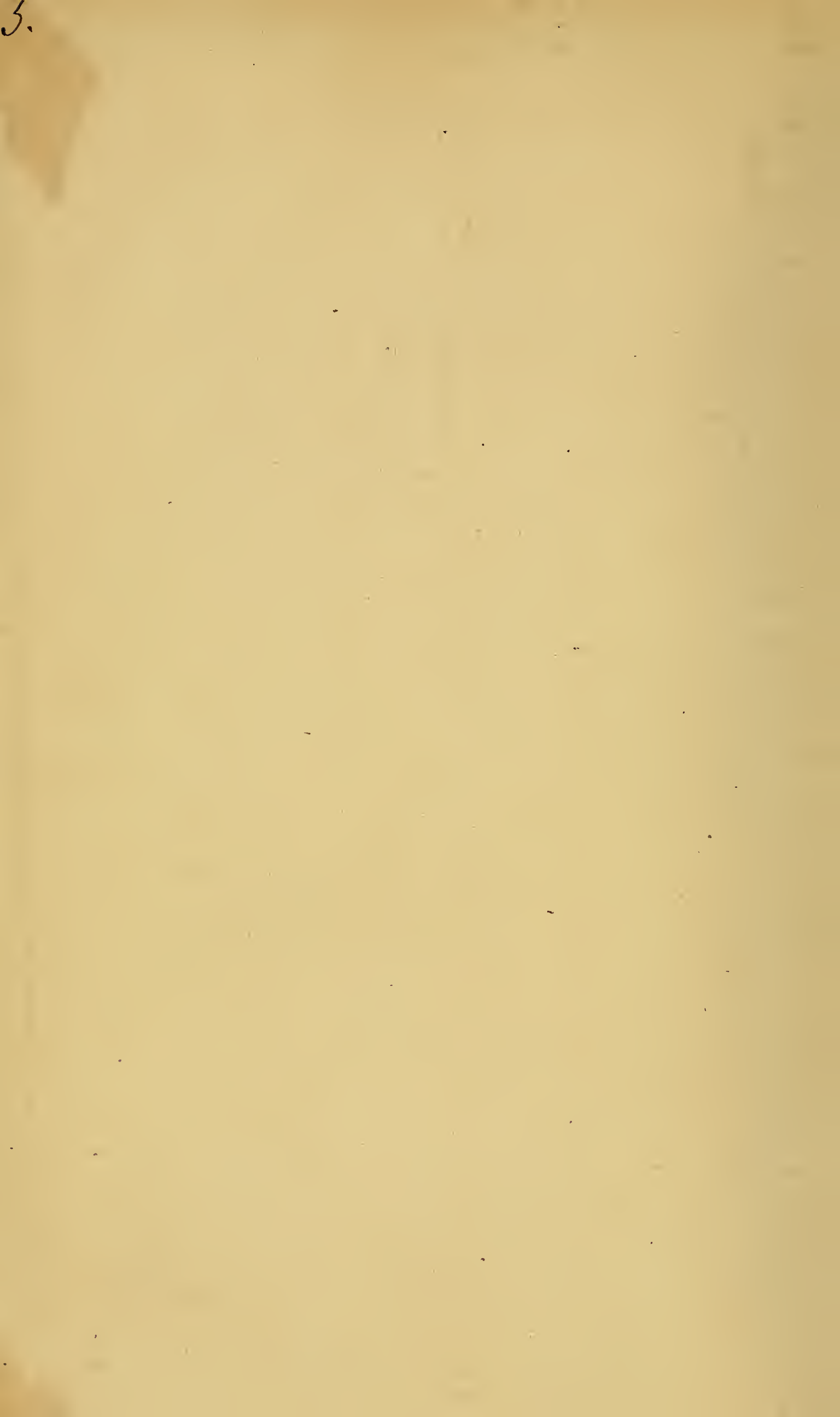








Lehrbuch

der

Physiologie des Menschen.



Lehrbuch

der

Physiologie des Menschen.

Von

Dr. Wilhelm Wundt,

Professor an der Universität zu Heidelberg.

Mit 137 in den Text gedruckten Holzschnitten.

Erlangen,

Verlag von Ferdinand Enke.

1865.

Druck von Junge u. Sohn in Erlangen.

Vorwort.

Der Aufgabe des Lehrbuchs, den Anfänger in die Wissenschaft einzuführen und den Vorgerückteren auf die Hülfsmittel selbständiger Forschung hinzuweisen, sucht auch das vorliegende Werk nach Kräften gerecht zu werden. Bei den vielfachen Umwandlungen, die manche Capitel unseres physiologischen Wissens fortwährend erfahren, und bei dem lückenhaften Zustand, der andere sich nur schwer einer systematischen Darstellung fügen lässt, wird der billige Beurtheiler um so mehr geneigt sein die Mängel dieses Versuchs zu entschuldigen, als die Grenzen des Lehrbuchs der Kritik nur in ihren Resultaten, kaum andeutungsweise in ihrer Begründung einen Raum gönnen durften. Der Berichterstatter, der eine umfassende Einsicht in seine Acten nicht geben kann, muss aber um so mehr eine treue und unparteiische Darstellung sich zur Pflicht machen. Ich darf wohl versichern, dass ich diese Pflicht nach bestem Wissen zu erfüllen gesucht habe.

Neben dem didaktischen Zweck hat den Verfasser bei seinem Unternehmen die Absicht geleitet, seine systematischen Anschauungen über das physiologische Lehrgebäude im Zusammenhang darzustellen. Dies gilt vorzugsweise für denjenigen Theil des Werkes,

welcher die allgemeine Physiologie behandelt. In ihm wünschte ich die Grundlinien einer organischen Physik anzudeuten, deren Ausbau, wie ich glaube, für die nächsten Jahrzehende eine der wesentlichsten Aufgaben unserer Wissenschaft ist. Der Verfasser gesteht, dass die letztere Absicht ihn hauptsächlich zu seiner Arbeit angeregt hat, und gerne möchte er hoffen, dass dieses selbständigere Interesse auch für den nächsten Zweck des Lehrbuchs nicht ganz ohne Förderung geblieben sei.

Heidelberg, im Februar 1865.

W. Wundt.

Inhalt.

Seite

III. Das Blut und die Blutbewegung.

IV. Die Athmung.



Einleitung.

§. 1. Begriff und Aufgabe der Physiologie.

Die Physiologie ist die Wissenschaft von den Lebenserscheinungen der Organismen. Die Aufgabe der Physiologie besteht in der Zurückführung dieser Lebenserscheinungen auf ihre Gesetze.

Ihrem Begriff und ihrer Aufgabe nach gehört die Physiologie zu den erklärenden Naturwissenschaften. Sie setzt als solche einzelne Theile der beschreibenden Naturlehre, namentlich die Anatomie und die descriptive Chemie voraus, und ihr Gebiet berührt unmittelbar andere Zweige der erklärenden Naturlehre, namentlich die Physik und die Lehre von den chemischen Processen.

Während das Ziel der beschreibenden Naturwissenschaften die systematische Beschreibung der Naturerscheinungen ist, besteht die Aufgabe der erklärenden Naturwissenschaften in der Zurückführung dieser Erscheinungen auf ihre Gesetze. Insofern nun die Lebenserscheinungen nur einen Theil des allgemeinen Naturlaufs bilden, müssen die Gesetze, die alle Erscheinungen beherrschen, auch für sie ihre Gültigkeit haben. Es giebt daher eine allgemeine Physik und eine allgemeine Chemie, welche die Gesetze feststellen, die in dem Gesammtgebiet der Naturerscheinungen ihre Anwendung finden. Erst die specielle Physik und specielle Chemie trennen sich dann in die Physik und Chemie der unorganischen Natur und in die Physik und Chemie der Organismen oder Physiologie.

Die Bezeichnungen Physik und Chemie sind daher, namentlich die erstere, in einem doppelten Sinne gebraucht. Bald versteht man darunter bloss die Wissenschaften von den Erscheinungen in der unbelebten Natur, und dann setzt man ihnen die Physiologie als die Lehre von den Lebenserscheinungen gegenüber; bald versteht man darunter die Wissenschaften von den allgemeinen Naturerscheinungen, und dann wird die Physiologie als ein besonderer Theil ihnen untergeordnet. Diese zweideutige Bezeichnungsweise hat zuweilen zu Missverständnissen Veranlassung gegeben: die Einen, welche die Begriffe Physik und

Chemie in dem beschränkteren Sinne fassten, glaubten, man wolle die Existenz der Physiologie leugnen, wenn man sie als einen Theil der Physik und Chemie betrachte; die Andern, welche diese Wissenschaften in dem allgemeineren Sinne nahmen, meinten, mit der Anerkennung der Physiologie als einer selbständigen Wissenschaft werde der Gegenstand derselben dem allgemeinen Naturlauf entrückt.

Das nächstgehende Interesse und practische Bedürfnisse haben die physiologische Untersuchung vorzugsweise den Lebenserscheinungen des Menschen zugewandt. Die Physiologie auf ihrem heutigen Standpunkte ist daher wesentlich eine Physiologie des Menschen, das heisst eine Wissenschaft von den Lebenserscheinungen des menschlichen Organismus. Aber die Physiologie des Menschen hat auch die Lebenserscheinungen an andern Organismen immer mit in Rücksicht zu ziehen, da sie bei einer einseitigen Beschränkung kaum Aussicht hätte zu einem Verständniss der allgemeinsten Gesetze des Lebens zu gelangen, und da die Lebenserscheinungen am menschlichen Organismus selbst vielfach erst durch die Betrachtung der Erscheinungen an andern Organismen verständlich werden. Die Physiologie des Menschen hat daher die Physiologie der Thiere und selbst die Physiologie der pflanzlichen Organismen insoweit in ihr Gebiet zu ziehen, als diese doppelte Rücksicht es fordert.

Die Physiologie befindet sich hier in derselben Lage wie die Anatomie. Auch diese ist vorzugsweise menschliche Anatomie, und die Anatomie der Thiere ist sogar mit Rücksicht darauf geradezu als vergleichende Anatomie bezeichnet worden Eine frühere Stufe der Wissenschaften hat diese Beschränkung auf die Untersuchung des menschlichen Organismus noch viel weiter getrieben. Je mehr die Anatomie und Physiologie von ihrer practischen Wurzel, der Heilkunde, sich loslösen und zu selbständigen Wissenschaften werden, um so mehr macht sich die Einsicht in die Nothwendigkeit eines vergleichenden Studiums der Organismen geltend. Der erste Impuls hierzu ist von der Physiologie ausgegangen, der, sobald sie sich von der blossen Beobachtung zum Experiment wandte, schon durch das Experiment am Thiere diese Richtung gegeben werden musste.

Indem die Physiologie die Betrachtung der Lebenserscheinungen der Organismen zu ihrem Gegenstande hat, schliesst sie damit von selbst alle diejenigen Erscheinungen an den Organismen aus, die nicht zu dem Leben derselben in irgend einer Beziehung stehen. Alle physischen Eigenschaften des Organismus, wie Schwere, Cohäsion, Elasticität u. s. w., lässt sie daher unberücksichtigt, insofern nicht diese Eigenschaften selbst etwa mit den Lebenserscheinungen zusammenhängen, und, wenn das letztere der Fall ist, so berücksichtigt sie dieselben nur in diesem ihrem Zusammenhang.

Wenn nun die Betrachtung der Lebenserscheinungen die ausschliessliche Aufgabe der Physiologie bildet, so ist es zur präcisen Feststellung dieser Aufgabe unerlässlich, dass der Begriff des Lebens bestimmt

werde. Auf dem heutigen Standpunkt der Wissenschaft vermögen wir diese Begriffsbestimmung nur insoweit auszuführen, als wir die hauptsächlichsten Lebenserscheinungen aufzählen können. Wir beobachten, dass jeder Organismus sich selbst erhält auf dem Weg der Ernährung, dass jeder Organismus eine gewisse Entwicklung durchläuft und auf einer seiner Entwicklungstufen zur Fortpflanzung befähigt wird, dass endlich eine grössere Zahl von Organismen sich aus innerem Antrieb bewegt und aus den Bewegungen schliessen lässt auf die Fähigkeit der Empfindung und der psychischen Thätigkeit. Ernährung, Entwicklung und Fortpflanzung, Bewegung, Empfindung und psychische Thätigkeit bezeichnen wir daher als die hauptsächlichsten Lebenserscheinungen, aus deren Summe uns der Begriff des Lebens besteht. Eine umfassendere Feststellung dieses Begriffs ist nur durch eine eingehendere Zergliederung jener Erscheinungen zu liefern, und desshalb kann auch ein klarer Begriff des Lebens nicht am Eingang in die Physiologie gegeben, sondern erst aus dem Studium der Physiologie selber gewonnen werden.

Naturgemäss richtet sich der aus der Zergliederung der Lebenserscheinungen entnommene Begriff des Lebens nach der Tiefe, bis zu welcher jene Zergliederung vorgedrungen ist. So lange man das Leben nur unvollkommen in seine einzelnen Erscheinungen getrennt hatte, fasste man dasselbe als die Aeusserung einer einzigen Lebenskraft auf. Als dann später die Trennung in die Functionen der Ernährung, Fortpflanzung und Entwicklung, Empfindung und Bewegung schärfer ausgeführt wurde, unterschied man auch die Lebenskraft in eine Reihe besonderer Kräfte, man sprach von einer vegetativen Kraft, von einem Bildungs- und Wachsthumstrieb, von einer Sensibilität und Irritabilität. Indem man aber endlich diese Functionen weiter zergliederte, gelangte man zu der Erkenntniss, dass auch sie keineswegs als Aeusserungen einfacher Kräfte aufgefasst werden können, sondern dass sie erst aus einem sehr verwickelten Zusammenwirken von Kräften hervorgehen. In vielen Fällen ist es gelungen den Nachweis zu führen, dass die einfachsten Vorgänge, zu welchen die Zergliederung schliesslich führt, mit den Erscheinungen, die in der allgemeinen Physik und Chemie ihre Erklärung finden, übereinstimmend sind, während das Gegentheil noch niemals bewiesen werden konnte. Man geht daher jetzt allgemein in der Physiologie von der Voraussetzung aus, dass die Gesetze, die das Leben der Organismen bestimmen, mit den allgemeinen Naturgesetzen zusammenfallen.

Die Annahme einer einheitlichen Lebenskraft entspricht der frühesten Periode der Wissenschaft, in der man die Physiologie wie die ganze Heilkunde auf eine einzige Hypothese zu bauen suchte. Meistens wurde der Lebenskraft ein speciellerer Theil des Körpers als Sitz angewiesen, der alle andern beherrschen sollte. Bald war es das Blut, bald das Nervensystem, bald dieses oder jenes Organ, das man als den Sitz alles Lebens und alles Leidens betrachtete. Die Trennung

der Lebenskraft in ihre einzelnen Functionen geschah vorzugsweise seit Albrecht von Haller, durch dessen Lehre von der Sensibilität und Irritabilität jene Trennung namentlich in Bezug auf die Verrichtungen der Empfindung und der Bewegung ausgeführt wurde. Der neueste Wendepunkt der Physiologie wird endlich durch den Namen Johannes Müllers bezeichnet, der zuerst die Physiologie eine Physik der Organismen nannte und derselben dadurch in der allgemeinen Naturlehre ihre richtige Stelle anwies. Die vitalistische Hypothese, die heute noch existirt, nimmt keine Lebenskraft im Sinne der Alten mehr an, sondern sie hat sich von allen den Anschauungen, die seither in der Physiologie massgebend gewesen sind, etwas angeeignet. Sie glaubt zunächst die einheitlichen Leistungen des Individuums auf eine einheitliche Lebenskraft zurückführen zu müssen, sie sieht sodann in den Hauptleistungen desselben Aeusserungen besonderer Triebe, und sie erkennt endlich an, dass vielfach physikalische und chemische Kräfte sich in den physiologischen Processen wirksam erweisen. Ihre Begründung sucht diese vitalistische Hypothese darin, dass viele Vorgänge im Organismus, namentlich die Zeugungs- und Entwicklungsvorgänge, sich bis jetzt nicht aus bekannten physikalischen und chemischen Gesetzen erklären lassen. Hierauf erwiedert die entgegengesetzte Anschauung, die man als die physikalische Hypothese zu bezeichnen pflegt, dass die Annahme, die verwickelten Erscheinungen der Organismen seien auflösbar in elementare Processe, welche mit den Gesetzen der unorganischen Physik übereinstimmen, bis jetzt überall, wo die Untersuchung tiefer eindringen konnte, sich bestätigt hat, und dass daher auch nach einem in allen Wissenschaften gültigen Grundsatze jene Annahme als Postulat jeder weiteren Untersuchung aufgestellt werden darf.

§. 2. Methoden und Hülfsmittel der Physiologie.

Indem die Physiologie aus den Erscheinungen des Lebens die Gesetze desselben zu entwickeln sucht, benützt sie, wie jede erklärende Naturwissenschaft, zwei Hülfsmittel der Untersuchung: die Beobachtung und das Experiment.

Mit der Beobachtung beginnt jede Naturwissenschaft, aber da die Erscheinungen selten so einfach sind, dass die blosse Beobachtung zu ihrer vollständigen Zergliederung genügt, so kann auch die Beobachtung allein fast niemals zur Feststellung der Gesetze der Erscheinungen gelangen. Dies gilt in ganz besonderem Grade von der Physiologie, da diese es mit den verwickeltsten Naturerscheinungen zu thun hat, die es überhaupt giebt. Trotzdem existiren gerade in der Physiologie noch einzelne Theile, wie z. B. die Capitel über die Fortpflanzung und Entwicklung der Organismen, in denen man bis jetzt vollständig auf die Beobachtung beschränkt bleibt, weil die Anwendung der experimentellen Methode hier noch unüberwindbare Schwierigkeiten bietet.

Um diesen Nachtheil einigermassen auszugleichen, bleibt der physiologischen Untersuchung nur übrig, dass sie, namentlich in den dem Experimente unzugänglichen Gebieten, den Beobachtungsmethoden die möglichste Ausbildung giebt. Dies geschieht theils durch Schärfung der

Hülfsmittel der Beobachtung, theils aber und besonders durch Ausdehnung der Beobachtungen auf eine grosse Zahl von Organismen. In ersterer Beziehung hat das Mikroskop, in letzterer Beziehung hat die vergleichende Anatomie für die Physiologie die grösste Bedeutung gewonnen. Indem man den zusammengesetzten Organismus in seine Elementartheile zerlegt, bringt man zugleich die elementaren Vorgänge zur Anschauung, aus denen sich die verwickelten Erscheinungen des Organismus zusammensetzen. Indem man ferner die verschiedensten Organismen der Zergliederung unterwirft, variirt man in ähnlicher Weise die Umstände, unter welchen die Erscheinungen auftreten, wie dies bei der experimentellen Methode geschieht.

Das einzige Beispiel einer Naturwissenschaft, die bloss durch Beobachtung zur Feststellung ihrer Gesetze gelangte, ist die Astronomie. Aber obgleich diese Wissenschaft es mit den einfachsten Naturerscheinungen zu thun hat, so würde sie doch niemals ihren Abschluss gefunden haben, ohne sich auf die Mechanik zu stützen, die ihrerseits experimentell begründet war. In der Physiologie bezeichnet man diejenige Methode, die auf möglichste Verfeinerung und Ausdehnung der Beobachtungen ausgeht, als morphologische Methode. In der morphologischen Methode findet die Physiologie gegenwärtig ihren wichtigsten Vereinigungspunkt mit der Anatomie, da jene Methode ebensowohl als ein Hülfsmittel der anatomischen wie der physiologischen Forschung betrachtet werden kann. Zwischen den Vertretern der Morphologie und des eigentlichen Experimentes besteht häufig ein principieller Streit, indem die Morphologen behaupten, die von ihnen beobachteten Vorgänge an den Zellen und einfachsten Organismen seien als die elementaren Lebenserscheinungen zu betrachten, während die Experimentatoren jenen Beobachtungen nur einen untergeordneten Werth zugestehen, weil in denselben immer noch die complicirte Erscheinung gegeben sei und nicht das einfache Gesetz, zu welchem naturgemäss nur das Experiment gelangen könne. Es ist vorauszusehen, dass dieser Kampf der Ansichten um so mehr schwinden wird, je weitere Fortschritte die morphologische Methode macht, und je mehr sie dadurch selber der experimentellen Methode verwandt wird. Der einzige Unterschied, der zum Nachtheil der ersteren immer noch bleiben wird, ist dieser, dass die morphologische Untersuchung nicht wie das Experiment nach Willkür die Umstände verändern kann, von denen sie die Erscheinungen abhängig sieht, sondern dass sie hierin angewiesen bleibt auf den Zufall der Naturobjecte.

Das Experiment setzt sich die Aufgabe, die Ursachen der Erscheinungen zu ermitteln und die Gesetze festzustellen, nach welchen diese Ursachen wirken. Die experimentelle Methode löst diese Aufgabe, indem sie nach einander die sämmtlichen Bedingungen verändert, von welchen eine Erscheinung abhängig sein kann. In derjenigen Bedingung, deren Veränderung die Erscheinung selber verändert, erkennt sie eine Ursache der letztern. Das Gesetz aber, nach welchem eine Ursache wirkt, ermittelt die experimentelle Methode, indem sie in einem bestimmten Maasse die verursachende Erscheinung ändert und dann den

Grad der Veränderung misst, den hierdurch die verursachte Erscheinung erfährt.

Es ist hieraus leicht ersichtlich, dass die erfolgreiche Anwendung der experimentellen Methode um so schwieriger ist, je verwickelter, d. h. von einer je grösseren Zahl von Ursachen abhängig die Erscheinungen sind, mit denen man es zu thun hat. Jeder experimentelle Eingriff kann dann leicht auf mehrere Bedingungen verändernd wirken und so das Resultat trüben. Die Trennung der Ursachen und die ihr entsprechende Trennung der complicirten Erscheinung in die einfacheren Vorgänge, die sie zusammensetzen, hat daher oft mit den grössten Schwierigkeiten zu kämpfen. Dazu kommt, dass manchmal über die Ursachen nicht einmal eine Vermuthung möglich und daher dem Experiment gar kein Angriffspunkt gegeben ist. Die Auffindung der Ursachen ist als die qualitative, die Auffindung der Gesetze, nach welchen die Ursachen wirken, als die quantitative Aufgabe der experimentellen Untersuchung zu bezeichnen. Das volle Verständniss der Processe kann immer erst durch die Erledigung der letzteren Aufgabe gewonnen werden.

Das physiologische Experiment hat zwei Hauptrichtungen.

Es kann sich erstens die Aufgabe stellen, die Bedingungen zu erforschen, von welchen die complicirten Leistungen abhängig sind, die wir am lebenden Organismus beobachten; dies geschieht durch die Vivisection, unter welcher man jede willkürliche Veränderung, Störung oder Aufhebung der Function eines Organs oder Organtheils am lebenden Organismus versteht.

Das physiologische Experiment kann sich zweitens die Aufgabe setzen, die einfachen Processe zu studiren, durch deren Zusammenwirken erst die complicirten Leistungen des Organismus entstehen. Da jene einfachen Processe immer physikalische oder chemische Vorgänge sind, so ist es das physikalische und chemische Experiment, das hier als Hülfsmittel dient.

Naturgemäss muss die experimentelle Untersuchung in der Physiologie immer mit der Vivisection beginnen. Diese hat zunächst festzustellen, ob ein bestimmtes Organ oder Gewebe eine bestimmte Leistung ausführt. Ist dies aber einmal ermittelt, so hat dann das physikalische und chemische Experiment die Leistung näher zu zergliedern, indem es zunächst das functionirende Organ oder Gewebe auf die physikalischen und chemischen Vorgänge, die in ihm thätig sind, untersucht, und indem es dann wo möglich auch ausserhalb des Organismus die gleichen Bedingungen herzustellen und aus ihnen die gleichen Erscheinungen zu erzeugen sucht.

Einige Beispiele mögen das gegenseitige Verhältniss dieser experimentellen Methoden näher erläutern. Es handle sich darum zu entscheiden, ob ein gewisser Nerv Empfindungs- oder Bewegungsnerv ist. Der Experimentator wird den Nerven mechanisch oder elektrisch reizen, er wird ihn durchschneiden, er wird dann beobachten, ob im ersten Fall das Thier Schmerz äussert oder ob einzelne Muskeln in Zuckung gerathen, und ob im zweiten Fall eine Empfindungs-

oder Bewegungslähmung eintritt. Ist so durch die Vivisection die Frage entschieden und z. B. ermittelt, dass der Nerv ausschliesslich der Bewegungsnerv eines bestimmten Muskels ist, so ist aber damit noch nicht dargethan, warum der Nerv den Muskel zur Contraction erregen und der Muskel in Contraction gerathen kann. Um diese Frage zu entscheiden, bedarf es der Untersuchung der physikalischen Processe in den Nerven und in der Muskelsubstanz, welche jene Function möglich machen. Hier ist man also von der Vivisection auf das physikalische Experiment verwiesen. Es handle sich in einem andern Fall um die Frage, ob der Magen oder der Darm die genossenen Eiweisssubstanzen verdaut: der Experimentator wird ein Thier mit solchen Substanzen füttern, es nach einiger Zeit seciren und nachsehen, ob jene schon im Magen in verdautem Zustand vorhanden sind. Hat sich dies durch die Vivisection bestätigt, und will er nun weiterhin ermitteln, wodurch der Magen seine verdauende Kraft empfängt, so wird er zunächst das Secret des Magens chemisch analysiren und dann die Bestandtheile, die er vorfindet, einzeln auf ihre verdauende Kraft gegen Eiweiss prüfen. Hier führt also die Vivisection zu dem chemischen Experiment über. Nachdem das letztere mit den vom Organismus gelieferten Secreten gelungen ist, wird der Physiologe dasselbe mit Flüssigkeiten versuchen, die er jenen Secreten nachgebildet hat: er wird also ausserhalb des Organismus aus den gleichen Bedingungen die gleichen Erscheinungen erzeugen. Dieses letztere, die künstliche Nachbildung der Naturerscheinungen, ist immer der letzte Schritt des Experimentes, durch den dasselbe die sichere Bestätigung der Gesetze empfängt, zu denen es gelangt ist.

Eine ähnliche Bedeutung wie die Vivisection hat die *pathologische Beobachtung*, die, obgleich Beobachtung, häufig dem Experiment gleichwerthig ist. Während die Vivisection *absichtlich* die Functionen stört oder aufhebt, benützt die pathologische Beobachtung Störungen und Unterbrechungen der Function, die sich *zufällig*, durch Erkrankung der Organe, ihr darbieten. Die pathologische Beobachtung ist aber dadurch der Vivisection gegenüber im Nachtheil, dass sie meistens in umgekehrter Reihenfolge die Untersuchung anstellen muss, da ihr während des Lebens oft nur die Functionsstörung bekannt ist, sie die organischen Veränderungen, welche dieselbe bedingen, aber erst nach dem Tode ermitteln kann. Die pathologische Beobachtung ersetzt die Vivisection namentlich überall da, wo es sich um die Untersuchung des *menschlichen* Organismus handelt.

Die Vivisection und das physikalisch-chemische Experiment haben sich in der Physiologie nicht immer friedlich vertragen. Beide sind oft einseitig cultivirt worden, und die Vivisectoren haben dann ebenso wie die Vertreter des physikalischen oder chemischen Experimentes *ihre* Methode als die einzig richtige gepriesen. In der That muss nun die experimentelle Methode in jedem Gebiete der Physiologie mit der Vivisection den Anfang machen, in jedem aber führt ebenso sicher die Vivisection zu dem physikalischen oder chemischen Experimente über. Beide ergänzen sich, jene ist so wenig zu entbehren wie diese, und es ist streng genommen unrichtig, wenn man beide als verschiedene Methoden bezeichnet. Es giebt nur eine einzige experimentelle Methode, die aber je nach der Stufe der Untersuchung verschiedene Hülfsmittel nöthig macht.

§. 3. Eintheilung der Physiologie.

Die Physiologie kann die Eintheilung ihres Gegenstandes entweder nach der Gleichartigkeit der elementaren Vorgänge ausführen, oder sie kann die Leistungen des Organismus nach der Gleichartigkeit ihrer Zwecke zusammenstellen.

Die Betrachtung der elementaren Vorgänge in den Organismen hat zunächst die allen Organismen gemeinsamen Eigenschaften und Functionen darzulegen und hieraus die wesentlichen Unterschiedsmerkmale der belebten von den unbelebten Wesen zu entwickeln. Sie hat sodann zu untersuchen, in wiefern jene elementaren Vorgänge in den verschiedenen Organismen sich verändern und hieraus die manchfachen Unterschiede zu erklären, die innerhalb der organischen Welt selber sich vorfinden. Da somit diese Betrachtung der elementaren Vorgänge die Ermittelung der allgemeinen Lebensfunctionen und der durch dieselben erzeugten Wechselwirkungen der organischen Wesen zu ihrem Ziel hat, so bezeichnen wir dieselbe als die allgemeine Physiologie.

Die Betrachtung der Zwecke, die in den Leistungen der Organismen sich kundgeben, muss solche Zwecke unterscheiden, die allen Organismen gemeinsam sind, und solche, die nur einem Theil der Organismen in ausgedehnterem Maasse zukommen. Die ersteren sind: die Erhaltung des individuellen Organismus durch die Ernährung und die Erhaltung der Generation durch die Vorgänge der Zeugung und Entwickelung. Die letzteren sind: die besonderen Zwecke der Empfindung, der Bewegung und der an diese beiden sich anschliessenden psychischen Functionen. Da der Organismus durch die letzteren Verrichtungen hauptsächlich mit der Aussenwelt in Beziehung tritt, so lassen sie sich unter dem gemeinsamen Namen der Beziehungsverrichtungen zusammenfassen. Die Ernährungsverrichtungen und die Beziehungsverrichtungen kann man, weil bei ihnen das Individuum Object der Untersuchung bleibt, als Physiologie des Individuums bezeichnen und dieser die Betrachtung der Zeugungs- und Entwicklungsvorgänge als Physiologie der Generation gegenüberstellen. Die Physiologie der Ernährung und der Generation nennt man auch, da diese Functionen dem Thiere mit der Pflanze gemeinsam sind, Physiologie der vegetativen Functionen, die Physiologie der Beziehungsverrichtungen dagegen nennt man, weil diese Functionen dem Thierreich eigenthümlich sind, Physiologie der animalischen Functionen. Da die Betrachtung der Lebenserscheinungen nach ihren Zwecken unmittelbar zur Zergliederung der speciellen Functionen des einzelnen Organismus führt, so bezeichnen wir dieselbe als die specielle Physiologie, und wir gehen in dieser vorzugsweise von der Untersuchung des menschlichen Organismus aus.

Der Stoff, den wir abzuhandeln haben, zerfällt sonach in folgende Abtheilungen:

1) in die allgemeine Physiologie, die sich mit der Ermittelung der allgemeinen Lebensfunctionen und der durch dieselben erzeugten Wechselwirkungen der organischen Wesen beschäftigt, und
2) in die specielle Physiologie, die von den einzelnen Lebensverrichtungen des menschlichen Organismus zu handeln hat, und zwar:

   erstens von der Ernährung,
   zweitens von den Beziehungsverrichtungen,
   drittens von der Zeugung und Entwicklung.



Allgemeine Physiologie.



I. Zusammensetzung und Aufbau der Organismen.

§. 4. Die Zusammensetzung der Materie im Allgemeinen.

Jeder Organismus kann in letzte Elemente zergliedert werden, die sowohl in Bezug auf die Art ihrer Zusammenfügung wie in Bezug auf ihre Beschaffenheit nicht verschieden sind von den letzten Elementen, aus denen alle Materie besteht. Die physikalischen Eigenschaften der Organismen zwingen uns zu der Annahme, dass sie, wie alle Körper, aus Atomen zusammengesetzt sind, d. h. aus kleinsten Massentheilchen, die nicht mehr weiter zerlegt werden können, und die, dem Gesetz der allgemeinen Massenanziehung folgend, sowohl Schwere besitzen als auch gegenseitig Anziehungskräfte auf einander ausüben. Wir nehmen ferner an, dass in den Organismen, wie in allen Körpern, zwischen den Atomen eine Materie von unmerklichem Gewichte sich befindet, der Aether, der, wie die körperliche Materie, in discrete Theilchen zerfällt, welche von den Atomen angezogen werden, sich gegenseitig aber abstossen. Indem die atomistische Hypothese die Grundeigenschaften aller Körper erklärt, erklärt sie auch die Eigenschaften der Organismen, insofern dieselben physische Körper sind und als solche Schwere, Cohäsion, Farbe, Wärme u. s. w. besitzen.

Die chemische Analyse weist nach, dass die einfachen Stoffe, aus denen die Organismen bestehen, sich überall verbreitet in der Natur finden, und dass kein einziger derselben den Organismen ausschliesslich eigen ist. Die chemischen Elemente, die den Thier- und Pflanzenkörper hauptsächlich zusammensetzen, sind: Sauerstoff, Wasserstoff, Stickstoff, Kohlenstoff, Schwefel, Phosphor, Chlor, Kalium, Natrium, Calcium, Magnesium, Eisen; inconstanter und nur in einzelnen Organismen einige andere Elemente, wie Jod, Fluor, Lithium, Silicium, Mangan, Kupfer u. s. w.

Indem man die physikalische Hypothese über die Constitution der Körper mit dem Resultat der chemischen Zergliederung verbindet, nimmt man an, dass die chemische Beschaffenheit der Körper auf der quali-

tativen Beschaffenheit der Atome beruht, während ihre physikalischen Eigenschaften in den räumlichen Verhältnissen der Atome, also in ihrer Distanz, in ihren Bewegungen und in den Bewegungen des zwischenliegenden Aethers, begründet sind.

Die atomistische Hypothese der heutigen Naturlehre ist zuerst von den Chemikern begründet worden. Die Thatsache, dass die chemischen Elemente sich nach bestimmten Gewichtsverhältnissen verbinden, führte Dalton zu der Annahme, dass jene Gewichtsverhältnisse den Gewichten der Atome entsprechen, die zu den Verbindungen zusammentreten. Durch die Erscheinungen der Elasticität, nach welchen die festen Körper sowohl der Ausdehnung wie der Zusammendrückung einen Widerstand entgegensetzen, wurden dann die Physiker zu der Annahme geführt, dass zwischen den sich anziehenden körperlichen Atomen eine mit Repulsivkraft begabte feine Materie befindlich sei. Die Erscheinungen des Lichts und der Wärme endlich machten die von Fresnel aufgestellte Hypothese nothwendig, dass jene feine Materie, der Aether, selbst aus discreten Theilchen bestehe, durch deren Schwingungen die Licht- und Wärmeerscheinungen erzeugt werden. Während so chemische Affinität, Cohäsion, Elasticität, Licht und Wärme aus dieser einheitlichen Anschauung über die elementare Constitution der Körper abgeleitet werden können, ist dies noch nicht gelungen für die Erscheinungen der Elektricität und des Magnetismus, sondern man hilft sich zur Erklärung dieser noch mit der Annahme zweier unwägbarer Fluida, welche die Substanz der Körper innig durchdringen.

Es folgt unmittelbar aus der atomistischen Hypothese, dass wir uns die kleinsten Theilchen eines jeden Körpers fortwährend in Bewegung denken müssen. Wenn wir sagen, dass ein Körper Licht oder Wärme aufnimmt und abgiebt, so beruht alles dieses der atomistischen Hypothese zufolge nur darauf, dass der in dem Körper enthaltene Aether bald durch ausserhalb vorhandene Aethervibrationen in Bewegung gesetzt wird, bald durch seine eigenen Vibrationen den Aether ausserhalb in Bewegung setzt. Dabei bleibt entweder die Bewegung auf den Aether beschränkt, und dann leitet der Körper bloss Wärme und Licht, oder die Bewegung theilt sich den Körperatomen mit, und dann wird der Körper selbst erwärmt oder leuchtend.

Die Unterschiede der Aggregatzustände der Körper beruhen lediglich auf der Verschiedenheit der Bewegungen, die zwischen den Atomen stattfinden können. Im festen Zustand sind sich die Atome am nächsten, ihre gegenseitige Anziehung ist daher stark genug, dass sie nur um ihre Gleichgewichtslagen vibriren, nicht aber dieselben verlassen können. Im flüssigen Zustand sind sich die Atome ferner, sie üben zwar noch Anziehungskräfte auf einander aus, diese sind aber nicht stark genug, dass nicht die Gleichgewichtslagen jeden Augenblick dauernd verändert werden können. Die Flüssigkeiten haben daher ein labiles Gleichgewicht, wobei die Theilchen zwar noch an einander haften, aber jeden Augenblick, sobald ein wenig das Gleichgewicht gestört wird, ihre gegenseitige Lage wechseln. Im gasförmigen Zustand endlich sind die Atome so weit von einander entfernt, dass sie keine Anziehungskräfte mehr auf einander ausüben und daher fortwährend in Folge der Bewegungen, die sich von den Aetheratomen aus auf sie übertragen, aus einander fliegen, bis sie entweder auf eine feste Wand oder auf andere Atome stossen. Man nennt diese Eigenschaft die Expansivkraft der Gase, während man den Flüssigkeiten und festen Körpern die derselben entgegengesetzte Eigenschaft der Cohäsion zuschreibt. Bekanntlich kann der

nämliche Körper, vorzüglich unter dem Einfluss des Temperaturwechsels, verschiedene Aggregatzustände annehmen. Dies erklärt sich daraus, dass die Wärme eine Bewegung des Aethers ist, die sich den körperlichen Atomen mittheilt. Wenn ein fester Körper flüssig wird, so vergrössert sich durch die Bewegung bleibend die Distanz der Atome, wenn eine Flüssigkeit verdampft, so werden durch die noch heftigere Bewegung die an der Oberfläche der Flüssigkeit befindlichen Atome so weit fortgeschleudert, dass sie aus der Wirkungssphäre ihrer gegenseitigen Anziehungskräfte hinausgerathen.*)

§. 5. Die Zusammensetzung der Organismen insbesondere.

Die Zergliederung der Organismen weist nach, dass in ihnen grössere Gruppen von Atomen sich vereinigt haben, um zusammengesetzte Elemente zu bilden. Diese zusammengesetzten Elemente der Organismen, die der Beobachtung mit bewaffnetem Auge leicht zugänglich sind und also die niemals sichtbaren Atome jedenfalls an Grösse weit übertreffen, sind die Zellen oder Elementarorganismen. Den Namen Zellen tragen sie wegen ihrer Structur, indem die meisten dieser Gebilde eine festere Begrenzungshaut besitzen, die den weicheren Inhalt umschliesst; der Name Elementarorganismen ist ihnen wegen ihrer Function beigelegt worden, da in ihnen die wesentlichen Verrichtungen der zusammengesetzten Organismen sich vorgebildet finden.

Wie wir uns die physikalischen Eigenschaften der Körper durch ihren Aufbau aus Atomen erklären, so giebt uns der Aufbau der Organismen aus Zellen Rechenschaft über deren physiologische Eigenschaften. Die Zelle ernährt sich, entwickelt sich, pflanzt sich fort, und der Inhalt vieler Zellen ist fähig zu empfinden und sich zu bewegen. So finden sich die wesentlichen Leistungen des Organismus vorgebildet in den Leistungen der Zelle. Die Befähigung zu diesen Leistungen empfängt die Zelle theils durch ihre physikalischen Eigenschaften, theils durch ihre besondere chemische Zusammensetzung.

1. Physikalische Eigenschaften der Zelle.

§. 6. Allgemeine Formbestandtheile der Zelle.

Die Zelle ist ursprünglich in allen Organismen von wesentlich gleicher Formbeschaffenheit. Sie ist ein sphärischer Körper aus weicher Substanz, dessen feste Bestandtheile innig von Flüssigkeit durchtränkt sind. Gewöhnlich besitzt die Zelle nicht in allen ihren Theilen

---

*) Clausius, Poggendorff's Annalen der Physik, Bd. 100, 1857. Derselbe, über das Wesen der Wärme, ein populärer Vortrag, Zürich 1857.

eine gleiche Consistenz. Meistens zerfällt sie hierdurch in drei, durch ihr verschiedenes Lichtbrechungsvermögen deutlich geschiedene Theile: in eine festere Begrenzungshaut, die Membran der Zelle, in einen weicheren Inhalt und in einen Kern, der wieder von festerer Beschaffenheit ist und gewöhnlich ungefähr die Mitte der Zelle einnimmt. (Figur 1, Schema einer Zelle.)

Fig. 1.

Die Grösse der Zellen variirt ausserordentlich. Während die kleinsten Zellen kaum $^1/_{500}$ Linie erreichen, also schon bedeutender Vergrösserung bedürfen, um mit dem Mikroskop entdeckt zu werden, geht die Grösse anderer Zellen bis über $^1/_{10}'''$ und erreicht somit die Grenze der Sichtbarkeit mit blossem Auge.

Die Membran ist ein Bestandtheil fast aller ausgebildeten Zellen. Dagegen fehlt sie häufig den früheren Entwicklungsstadien sowohl der Pflanzen- als der Thierzelle. Bei der ersten Bildung der Zelle kann sogar niemals eine Begrenzungshaut deutlich von dem Inhalte unterschieden werden. Man darf desshalb vermuthen, dass die Membran immer erst durch eine Verdichtung der äussersten Schichte des Inhalts entsteht.

Ein wesentlicherer Bestandtheil ist der Kern. Er fehlt gerade den ersten Entwicklungsstadien der Zelle fast niemals. Später wird er sehr häufig unsichtbar; es lässt sich dann aber nicht immer entscheiden, ob er bloss durch den undurchsichtiger gewordenen Inhalt verdeckt wurde oder wirklich zu Grunde ging. Im Innern des Kerns lässt sich oft noch ein kleinerer Kern unterscheiden, der als Kernkörperchen bezeichnet wird.

Der Inhalt der Zelle, der meistens für die Function wichtigste Theil derselben, ist ursprünglich immer von einer weichen, nicht aber, wie man früher annahm, von vollkommen flüssiger Beschaffenheit. Der Zelleninhalt besteht vielmehr aus einer festen Substanz, die innig von Flüssigkeit durchtränkt ist. Man bezeichnet diese Substanz in der jugendlichen Zelle als Protoplasma. Bei alternden Zellen nimmt die Menge dieser durchtränkenden Flüssigkeit meistens ab, die Zellen werden dann fester, ja sie vertrocknen zuweilen, in manchen Pflanzenzellen bilden sich Hohlräume, in denen sich Flüssigkeit ansammelt. Fast immer ist diese Veränderung der physikalischen Beschaffenheit des Zelleninhaltes mit einem sichtbaren Zerfallen desselben in verschiedene Bestandtheile verbunden: es scheiden sich in ihm kleinere oder grössere Körner, Farbstoffklümpchen aus, oder er zerfällt, wie in der Muskelsubstanz, in regelmässig angeordnete kleinere Elemente.

Obgleich die Physiologen über die aufgeführten Hauptbestandtheile der Zelle im Allgemeinen einig sind, so existiren doch noch über das constante Vorkommen einiger dieser Bestandtheile, nämlich der Membran und des Kerns, abweichende Ansichten. Bei den Pflanzenzellen ist es durch die Forschungen Hugo von Mohl's längst erwiesen, dass im frühesten Zustand der Zelle bloss Kern und

Protoplasma vorhanden sind, und das dann um das letztere eine Membran sich bildet. In der Physiologie der Thiere ist man dagegen lange bei der von Schwann, dem Begründer der Zellentheorie, aufgestellten Doctrin stehen geblieben, dass Kern und Membran die primitiven Theile der Zelle seien. Sogar nachdem die Beobachtung die Wichtigkeit, die der Zelleninhalt von Anfang an besitzt, nachgewiesen hatte, blieb man doch noch bei der Meinung, mit der ersten Sonderung des Inhalts einer jungen Zelle bilde sich auch sogleich eine Membran um dieselbe. Erst neuerdings ist diese Lehre erschüttert worden. Es wurde namentlich von Max Schultze und von Brücke darauf hingewiesen, dass die Zellen, in welche der Bildungsdotter zerfällt, die sogenannten Furchungskugeln, wie von Vielen schon längst anerkannt war, niemals eine nachweisbare Begrenzungshaut besitzen, und dass diese überhaupt nicht nur allen Zellen in ihrer frühesten Entwicklung, sondern oft auch in einem späteren Zustande noch fehlt.*) Die Erledigung dieser Frage über die Bedeutung der Zellenmembran ist namentlich desshalb von Wichtigkeit, weil sie erst Einheit in die Anschauungen über die Structur der verschiedenen thierischen Organismen bringt. Bei den niedersten Thieren, den Infusorien, Rhizopoden, Polypen und Quallen, lässt sich keine zellige Structur der Leibessubstanz nachweisen. Man nahm desshalb an, dass der Organismus dieser Thiere bloss aus einer formlosen Masse bestehe, die nach dem Vorgang von Dujardin als Sarkode bezeichnet wurde. Der Aufbau dieser Organismen wurde demnach als völlig verschieden von dem der höheren Thiere und der Pflanzen betrachtet. Nun nehmen aber alle jene Geschöpfe, denen man einen Sarkodeleib zuschreibt, aus Keimen ihren Ursprung, die den Keimen der Zellenorganismen völlig analog sich verhalten, nur dass ihnen von den charakteristischen Bestandtheilen der Zelle die Membran zu fehlen pflegt. Ebenso verhält sich die Entwicklung des Organismus aus dem Keime durchaus analog der Entwicklung der höheren Thiere. Man muss daher die Sache so auffassen, dass die Leibessubstanz jener Geschöpfe aus dem verschmolzenen Protoplasma der ursprünglichen Bildungszellen besteht. Der wesentliche Unterschied ihrer Organisation ist somit dieser, dass bei ihnen die Bildungszellen nicht die Neigung besitzen in ihren äussersten Schichten zu erhärten und feste, begrenzende Membranen zu bilden, sondern dass im Gegentheil in einem sehr frühen Stadium schon eben wegen dieses Mangels jeder Begrenzung zwischen den einzelnen Protoplasmaklümpchen die Zellen mit einander verschmelzen.

Auch über die Bedeutung des Kerns der Zelle haben sich abweichende Ansichten geltend gemacht. Während man früher denselben für den festen Mittelpunkt hielt, um den die übrigen Zellenbestandtheile gleichsam ankrystallisirten, und der daher niemals fehlen dürfe, hat die Beobachtung der Kryptogamen gelehrt, dass hier zuweilen selbst in der frühesten Bildungsperiode der Zelle der Kern vermisst wird. Man kann daher auch den Kern nicht mehr als einen wesentlichen und nothwendigen Bestandtheil aller Zellen betrachten. Dazu kommt, dass in vielen Zellen, z. B. in den Blutkörperchen der Krebse und anderer Wirbellosen, der Kern nicht scharf von dem Zelleninhalt getrennt werden kann, sondern nur als das verdichtete Centrum eines nach innen allmälig fester werdenden Protoplasmas erscheint. Dies ist das Ansehen des Kernes vorzugsweise in solchen Zellen, deren Protoplasma nicht nach aussen zu einer Membran sich verdichtet.

*) M. Schultze, Archiv für Anatomie u. Physiologie, 1861. Brücke, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 44, 2. 1861.

Vielleicht darf man hiernach den Kern wie die Membran als Metamorphosen des Protoplasmas betrachten. Der Kern, die centrale Verdichtung des Protoplasmas, tritt früher auf als die peripherische Verdichtung, die Membran. Wo die letztere ganz ausbleibt, scheint dann dafür eine Neigung zu existiren, auf den Kern weitere Verdichtungsschichten aufzulagern. Immerhin ist jedoch im Auge zu behalten, dass der Kern ein weit regelmässigerer Bestandtheil der Zelle ist, als die Membran, und dass er auch, nach vielen Beobachtungen zu schliessen, wahrscheinlich für die Function der Zelle eine grössere Bedeutung hat, da insbesondere die Fortpflanzungserscheinungen fast immer zuerst an Veränderungen, Theilungen, Sprossenbildungen des Kerns sich kundzugeben pflegen. Ob dagegen das Kernkörperchen irgend eine Wichtigkeit besitzt, scheint sehr fraglich zu sein, da es weder ein irgend constanter Bestandtheil ist, noch eine Beziehung desselben zu den Functionen der Zelle sich nachweisen lässt.

Die Ausscheidungen von Membran und Kern beruhen nicht bloss auf Veränderungen der Dichtigkeit des peripherischen und centralen Theiles des Protoplasmas, oder sie sind wenigstens nur im Anfang als solche rein physikalische Metamorphosen zu betrachten; später kommen dazu aber immer chemische Veränderungen. Ueber die letzteren siehe §. 9.

§. 7. Die Pflanzenzelle.

In ihrer ersten Bildungszeit stimmen die Pflanzenzelle und die Thierzelle morphologisch vollkommen überein. Das Protoplasma und ein mehr oder weniger centraler Kern sind die Bestandtheile beider. Während die inneren Theile des Protoplasmas Körnchen in grosser Zahl suspendirt enthalten, ist die äusserste Schichte desselben von einer homogenen Beschaffenheit. Diese äusserste Schichte erhält in den meisten Fällen bald eine grössere Consistenz und bildet dann die Membran der Pflanzen- und Thierzelle.

Die Unterschiede zwischen Pflanzen- und Thierzelle entwickeln sich erst durch die weiteren Metamorphosen, welche beide erfahren.

Die Membran der Pflanzenzelle wird in der frühesten Zeit, in welcher sie bloss die äusserste verdichtete Schichte des Protoplasmas darstellt, als Primordialschlauch bezeichnet. Bald erfährt aber dieser Primordialschlauch eine wichtige chemische Umwandlung, in Folge deren er in die eigentliche Cellulosehaut der Pflanzenzelle übergeht, Die Cellulosehaut ist ursprünglich dünn, durchsichtig und farblos. Bald aber verdickt sie sich, indem sich auf ihrer innern Wand neue Celluloseschichten ablagern. Diese Ablagerung geschieht periodisch, und die verdickte Zellenwandung ist daher nicht mehr homogen, sondern es lassen an ihr deutlich die einzelnen Schichten sich unterscheiden. In den aufgelagerten Schichten geht dann noch die weitere Veränderung vor, dass sich in ihnen hinter einander gelegene Löcher, in der ganzen Zellenwandung also Kanäle bilden, die frei in die Zellenhöhle münden, an der Oberfläche der Zelle aber durch die erste Cellulosehaut geschlossen bleiben. Dadurch erhält die Oberfläche der Zelle ein punktirtes Aussehen. Man

bezeichnet diese Punkte als Tüpfel und die ihnen entsprechenden Kanäle als Tüpfelkanäle.

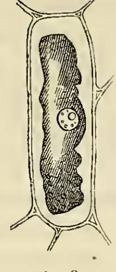


Fig. 2

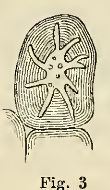


Fig. 3

In Fig. 2 ist eine jugendliche Pflanzenzelle mit durch Alkohol zur Gerinnung gebrachtem Protoplasma dargestellt. Die Fig. 3 zeigt eine ausgebildete Zelle mit Verdickungsschichten und Tüpfelkanälen.

Sehr häufig zerfallen auch die secundären Membranen entweder unregelmässiger oder nach bestimmten Spaltungsrichtungen, und indem dann die Zelle wächst, ohne dass die aufgelagerte Membran mitwächst, wird sie bald zu einem spiraligen Band auseinandergezogen, bald in einzelne kreisförmige Bänder getrennt, bald zu einem unregelmässigen Netzwerk auseinandergetrieben.

Veränderungen der Gestalt erfahren die Zellen des Pflanzengewebes theils durch ihr Wachsthum theils durch ihre Aneinanderlagerung. Viele Zellen erfahren ein starkes Längenwachsthum und erhalten dadurch spindel- oder cylinderförmige Gestalten. Andere Zellen wachsen nach allen Richtungen ziemlich gleichmässig und bekommen so durch den gegenseitigen Druck, den sie auf einander ausüben, polyedrische Formen. Bei der Aneinanderlagerung der Zellen erhalten stets die Tüpfelkanäle eine correspondirende Lage, so dass die Tüpfel je zweier Zellen an einander stossen. In seltenen Fällen tritt es auch ein, dass die Membran, da wo sie den Tüpfel überzieht, gänzlich resorbirt wird. Der Tüpfel wird dann zur offenen Pore, und der Tüpfelkanal zum Porenkanal, welcher unmittelbar, ohne zwischenliegende Scheidewand, aus dem Innern der einen Zelle in das Innere der andern führt.

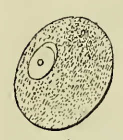
Der Inhalt der Pflanzenzelle, das Protoplasma, nimmt nicht so rasch an Masse zu, als die Zelle wächst. Es entstehen daher Lücken im Protoplasma, in welchen der wässerige Zellsaft sich anhäuft. Dieser enthält die löslichen Pflanzenbestandtheile. Im Zellsafte schwimmend oder an der Zellwandung adhärirend findet man die in Wasser nicht löslichen Bestandtheile, namentlich den grünen Farbstoff (Blattgrün, Chlorophyll) und Körnchen von Stärkmehl (Amylum), ebenso Tropfen der mit Wasser nicht mischbaren fetten Oele. Allmälig wird das Protoplasma durch den Zellsaft und die in ihm sich ablagernden festen und fetten Stoffe gänzlich verdrängt.

Das Protoplasma bleibt während dieser Verdrängung gewöhnlich am längsten als zusammenhängende Schichte an der Wand der Zelle angehäuft. Von dieser Wandschichte aus setzen sich dann Balken von Protoplasma in das Innere der Zelle fort und umschliessen hier die Lücken des Zellsaftes. In einem der centraleren Ströme des Protoplasmas befindet sich gewöhnlich auch noch der Kern, der aber im Verhältniss zur Grösse der Zelle immer kleiner wird und zuletzt mit dem Protoplasma meistens verschwindet.

Die Lehre von der Structur der Pflanzenzelle verdankt ihre Begründung hauptsächlich den Arbeiten Hugo von Mohls, der zuerst auf die Bedeutung des Protoplasmas hinwies, den Primordialschlauch entdeckte und den Bau der Cellulosewandung näher ermittelte. Mohl hielt jedoch den Primordialschlauch noch für eine besondere, von der ersten Cellulosehaut verschiedene Membran. Erst Pringsheim wies nach, dass der Primordialschlauch nur die äusserste verdichtete Schichte des Protoplasmas ist, und dass er selbst später in die erste Cellulosehaut übergeht*).

§. 8. Die Thierzelle.

Die Thierzelle unterscheidet sich in ihrer Weiterentwicklung von der Pflanzenzelle wesentlich dadurch, dass in ihr die sämmtlichen primitiven Zellenbestandtheile ihrer ersten Bildungsstufe näher bleiben. Fig. 4 stellt eine thierische Zelle in jugendlichem Zustande mit Membran, Kern, Kernkörperchen und einem von Körnchen erfüllen, sonst aber homogenen Inhalte dar. Wo überhaupt eine festere Membran als Umschliessung des Zelleninhaltes sich ausscheidet, da bleibt dieselbe dem Inhalt, dem Protoplasma, morphologisch wie chemisch verwandter, sie kann fortan als die äusserste erhärtete Schichte des Protoplasmas betrachtet werden. Das Protoplasma verschwindet gewöhnlich nicht, wie in der Pflanzenzelle, um sichtlich der Ablagerung des Zellsaftes und anderer Stoffe Platz zu machen, sondern es erfährt nur sehr allmälige Umwandlungen, die meistens morphologisch gar nicht merkbar und chemisch so unbedeutend sind, dass ein dem Protoplasma sehr verwandter Stoff als Zelleninhalt zurückzubleiben pflegt. Endlich persistirt auch der Kern fast in jeder thierischen Zelle so lange, als überhaupt die Zelle bestehen bleibt.


Fig. 4

Von der angeführten Regel, dass die Thierzelle sich weniger von ihrem primitiven Zustand entfernt, kommen einige Ausnahmen vor, wo sie sich in ihrem Verhalten mehr der Pflanzenzelle nähert. So erzeugt die Membran der Zellen des Knorpels Verdickungsschichten, die aber nicht auf der inneren, sondern auf

*) Hugo v. Mohl, die vegetabilische Zelle, im Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 4. Pringsheim, Untersuchungen über den Bau und die Bildung der Pflanzenzellen. Berlin 1854.

der äussern Fläche der primären Membran sich ablagern, und von denen diese Membran als ein dünnes Häutchen getrennt werden kann; jene Verdickungsschichten verschmelzen innig mit einander und bilden die so genannte Knorpelkapsel. In vielen Fällen wandelt sich der Zelleninhalt vollständig in Fett um: die Zelle wird also dann von einem von dem Protoplasma sehr verschiedenen Inhalte erfüllt, und das Protoplasma selbst verschwindet gänzlich; in reichlicher Menge finden sich solche Zellen namentlich in dem Bindegewebe. Endlich kommen Zellen vor, in denen sich Farbstoff in Körnchen ablagert, ähnlich wie der Farbstoff in den Pflanzenzellen. Alle diese Veränderungen sind aber immerhin unbedeutend gegenüber den weitgehenden Veränderungen, welche die Pflanzenzelle erfährt.

Wenn wir hier öfter von einem Verschwinden des Protoplasmas oder von einem Verbleiben desselben in ziemlich unverändertem Zustande geredet haben, so muss man im Auge behalten, dass es sich auch im ersten Fall meistens nicht um ein Verdrängen des Protoplasmas handelt, an dessen Stelle dann eine völlig differente Substanz abgelagert würde, sondern dass auch dort häufig das Protoplasma selbst unter dem Einfluss der Stoffaufnahme und Stoffabgabe eine allmälige Metamorphose erfährt, nur ist diese Metamorphose schliesslich eine so bedeutende, dass da wo früher Protoplasma war nun eine ganz andere Substanz vorgefunden wird. Dies scheint insbesondere für alle Veränderungen zu gelten, welche der Inhalt der thierischen Zellen erfährt

Aehnliche Metamorphosen wie die Pflanzenzellen erfahren auch die thierischen Zellen in Folge ihres Wachsthums und ihrer Aneinanderlagerung. Auch hier ist das Wachsthum vorzugsweise ein Längenwachsthum. So wachsen die Zellen, welche die glatte Muskelsubstanz zusammensetzen, zu sehr beträchtlicher Länge aus, und auch die Hauptelemente der quergestreiften Muskelsubstanz, die so genannten Muskelprimitivbündel, sind nur sehr verlängerte Zellen. Eine gegenseitige Formbestimmung der Zellen durch dichte Aneinderlagerung während ihres Wachsthums findet bei den thierischen Zellen weniger als bei den Pflanzenzellen statt, weil eine solche dichte Aneinanderlagerung weniger häufig vorkommt. Es gehören hierher vorzugsweise nur die Epithelialgewebe, deren Zellen häufig polyedrische Formen annehmen und dadurch ein dem vegetabilischen Gewebe ähnliches Ansehen erzeugen.

Aber noch eine dritte formbestimmende Ursache wirkt häufig auf die thierischen Zellen ein, die bei den Pflanzenzellen nicht, oder wenigstens bei weitem nicht in dem Umfange stattfindet. Dies sind massenhafte Ausscheidungen, welche bestimmte Zellen liefern, und welche zu bleibenden Geweben werden. Es sind die Gewebe der Bindesubstanz, d. h. das Binde-, Knochen- und Knorpelgewebe, bei denen eine solche Ausscheidung aus den Zellen, eine Bildung von Intercellularsubstanz, stattfindet. Es geschieht aber namentlich bei den zwei erstgenannten dieser Gewebe, beim Binde- und Knochengewebe, dass die Intercellularsubstanz bestimmend auf die Form der Zellen einwirkt. In dem Knorpel ist die Intercellularsubstanz den Zellen gegenüber an Masse unbedeutender, und die Zellen selbst werden bald durch die Knorpelkapseln vor bedeutenden Formumwandlungen bewahrt. Da-

gegen sind das Bindegewebe und der Knochen zur Zeit seiner ersten Bildung äusserst weich, so dass die von den Zellen secernirte Intercellularsubstanz auf die Zellen einen Druck ausübt, unter dessen Einfluss dieselben schrumpfen. Zugleich jedoch wachsen sie noch nach einzelnen Richtungen: in Folge beider Wirkungen entstehen daher kleine Zellen mit oft fast verschwindendem centralem Raum, die aber Ausläufer in die Intercellularsubstanz hineinsenden.

Auch in den Pflanzen kommt zwar eine Intercellularsubstanz vor, welche von den Zellen ausgeschieden wird und die Zwischenräume der Zellen ausfüllt. Sie findet sich namentlich im Gewebe mancher Algen und im Albumen vieler Leguminosen, sie ist aber an Masse viel geringer und hat bei weitem nicht die Bedeutung der thierischen Intercellularsubstanz. Wir können daher, da dieses Auftreten von Intercellularsubstanz im Pflanzengewebe zudem eine Ausnahme bildet, die Ausscheidung von Intercellularsubstanz als ein wesentliches Unterscheidungsmerkmal zwischen der Pflanzen- und Thierzelle ansehen. Die Membran der Pflanzenzelle legt auf ihrer Innenseite Verdickungsschichten an, die Membran der Thierzelle secernirt auf ihrer Aussenseite eine ihrer eigenen Substanz verwandte Gewebsmasse.

Das Verhältniss der Intercellularsubstanz zur thierischen Zelle wurde früher seit Schwann allgemein so aufgefasst, dass die Intercellularsubstanz erst vorhanden sei und in ihr die Zellen entstünden. Erst Reichert hat, gestützt auf die Entwicklung des Binde-, Knochen- und Knorpelgewebes, nachgewiesen, dass die Intercellularsubstanz durch eine Ausscheidung aus den Zellen entsteht, und diese Lehre ist namentlich von Virchow weiter begründet worden *).

2. Chemische Zusammensetzung der Zelle.

§. 9. Allgemeine Uebersicht der chemischen Zellenbestandtheile.

Die Zellen sind die Elemente, in welchen die wichtigsten chemischen Bestandtheile des Organismus erzeugt werden. Die Pflanzenzelle ist im Anfang ihrer Bildung vorzugsweise reich an den stickstoffreichsten Bestandtheilen des Organismus, den Eiweisskörpern. Von früh an finden sich ferner im Inhalt der Zellen abgelagert die Fette, zuerst spärlich in kleinen Körnchen, dann grössere Tropfen bildend oder die ganzen Zellen ausfüllend. Mit dem Verschwinden des stickstoffreichen Protoplasmas mehren sich die im Zellsaft gelösten oder suspendirten stickstofffreien Pflanzenbestandtheile, Dextrin, Gummi, Zucker, die Pfanzensäuren und Pfanzenbasen, die ätherischen Oele, das Stärkmehl. Im Innern der Zelle lagern sich kohlenstoffreiche Farbstoffe, namentlich das Chlorophyll, ab. Der stickstoffhaltige Primor-

*) Reichert, vergleichende Beobachtungen über das Bindegewebe und die verwandten Gebilde. Dorpat 1845. Virchow, Verhandlungen der physikal.-med. Gesellschaft zu Würzburg, Bd. 2.

dialschlauch der Pflanzenzelle geht in die stickstofffreie Cellulosemembran über, welche die mit ihr gleich zusammengesetzten Verdickungsschichten auflagert.

Auch die Thierzelle besteht auf ihren ersten Entwicklungsstufen fast allein aus mit Wasser imbibirten Eiweisssubstanzen. Durch den Lebensprocess der Thierzelle bilden sich aus ihnen zunächst ihre unmittelbaren meist sauerstoffreicheren Derivate, die Hornsubstanz, die leimgebende und elastische Substanz. Von ihrer ersten Bildung an finden sich ferner im Inhalt der Zellen in Körnchen abgelagert die Fette, die dann später in einzelnen Zellen den ganzen Inhalt erfüllen. In Folge weiterer Zersetzung entsteht eine Reihe theils stickstoffhaltiger, theils stickstofffreier Körper, die nach mehr oder minder erheblichen Veränderungen wieder den Organismus verlassen. Manche dieser Körper bilden sich wohl schon innerhalb der Zellen, andere gelangen wahrscheinlich erst ausserhalb derselben zu der Zusammensetzung, in welcher wir sie untersuchen. So bilden sich die Säuren der Galle, die Harnsäure und Hippursäure, Leucin, Tyrosin, Kreatin, Kreatinin, Sarkosin, Glycin, Harnstoff, Zucker, Milchsäure, Kohlensäure.

In ihrer frühesten Bildungszeit verhalten sich demnach die Pflanzen- und die Thierzelle wie in morphologischer, so auch in chemischer Beziehung vollkommen ähnlich. Beide bestehen ihrer Hauptmasse nach aus eiweissähnlichen Substanzen, deren Verhalten chemischen Einwirkungen gegenüber keine erheblichen Unterschiede zeigt. Diese Substanzen sind in verdünnten Säuren und Alkalien löslich, während sie in der Hitze und bei der Einwirkung concentrirter Säuren gerinnen. Kern und Inhalt unterscheiden sich in der Pflanzen- wie in der Thierzelle durch ihre Löslichkeitsverhältnisse. Während nämlich der Inhalt schon in verdünnten Säuren sich löst, wird der Kern von diesen nicht angegriffen, löst sich dagegen sogleich mit dem Inhalt in Alkalien. Die Membran verhält sich anfangs vollkommen wie der Inhalt, später wird sie resistenter als dieser, da die Membran der Pflanzenzelle in die fast allen Lösungsmitteln widerstehende Cellulose übergeht, die Membran der Thierzelle allmälig in einen Stoff sich umwandelt, der sich dem elastischen Stoff ähnlich verhält, nämlich in Säuren unlöslich ist, durch Alkalien aber aufquillt und allmälig gelöst wird.

Der Primordialschlauch ist derjenige Theil der Pflanzenzelle, der sich am frühesten chemisch umwandelt. Mulder hat in einzelnen Fällen zu einer Zeit, wo er seine physikalische Beschaffenheit noch nicht merklich geändert hatte, kein Eiweiss in demselben mehr nachweisen können. — Auf die Analogie, welche die Membran der reifen thierischen Zelle mit der elastischen Substanz hat, ist von Donders hingewiesen worden. Es stimmt mit diesem analogen chemischen Verhalten die Entwicklung der elastischen Fasern durch das Auswachsen von Zellenmembranen überein. Man kann daher die elastische Substanz als das Analogon der pflanzlichen Cellulose betrachten, wobei übrigens zu beachten ist, dass diese Substanz erst allmälig ihre Resistenz gegen chemische Agentien gewinnt, wess-

halb diese auch in den Zellenmembranen bei weitem noch nicht so gross zu sein pflegt wie in dem eigentlichen elastischen Gewebe *).

§. 10. Die Eiweisskörper.

Die bisherigen Untersuchungen geben keinen Grund zur Annahme einer Verschiedenheit zwischen den Eiweisskörpern der pflanzlichen und der thierischen Organismen, und die einzelnen Eiweisskörper selbst sind sich so nahe verwandt in ihrer Zusammensetzung und in ihrem chemischen Verhalten, dass man sie als Modificationen einer und derselben Substanz betrachten kann. Im Thierkörper kommen wahrscheinlich nur drei solcher Modificationen vor, denen wahrscheinlich auch die Modificationen des Pflanzeneiweisses entsprechen:

1) Das Albumin, der im Eiweiss des Eies, im Blutserum, im Fleischsaft gelöste und beim Erhitzen in Flocken gerinnende Eiweisskörper; als Pflanzeneiweiss kommt es in sehr vielen Pflanzensäften gelöst vor. Modificationen des Albumin sind das Globulin und das Krystallin, von denen das erstere in den Blutzellen, das letztere in dickflüssiger Lösung in der Krystalllinse vorkommt.

2) Das Fibrin, ein im Serum des Blutes und der Lymphe gelöster Körper, der durch seine äusserst leichte Gerinnbarkeit sich auszeichnet. Etwas verschieden von dem Blutfibrin in mehreren Eigenschaften ist der in der Muskelsubstanz in halbflüssiger Form vorkommende Eiweisskörper, der Muskelfaserstoff (Syntonin). Ob das Pfanzenfibrin, der in Alkohol unlösliche Theil des Getreideklebers, mit dem thierischen Fibrin identisch ist, scheint noch sehr zweifelhaft.

3) Das Caseïn, der in der Milch der Säugethiere enthaltene und beim Erhitzen in Membranen gerinnende Eiweisskörper. Wahrscheinlich identisch mit dem Caseïn ist das Legumin, der Eiweisskörper der Leguminosenfrüchte, den man desshalb auch als Pfanzencaseïn bezeichnet hat.

Diese drei sicher unterscheidbaren Modificationen des Eiweisses stimmen in fast allen chemischen Eigenschaften überein: sie sind sämmtlich in Alkalien löslich und werden aus ihren Lösungen durch Säuren und durch schwere Metallsalze gefällt. Sie existiren sämmtlich in einer löslichen und in einer unlöslichen Modification. Als Bestandtheile des Organismus kommen sie fast nur in der ersteren vor. Einmal in die unlösliche Modification übergeführt können sie nicht mehr in die lösliche zurückverwandelt werden. Unter dem Einfluss einer Temperatur zwischen 15 und 40° C. und bei Gegenwart von Wasser und Sauerstoff verfallen sie der Fäulniss und liefern hierbei Producte, die bei den verschiedenen Eiweisskörpern übereinstimmen, vorzüglich Leucin, Tyrosin, Ammoniak, Kohlensäure, Schwefelwasserstoffgas und flüchtige Fettsäuren.

*) Donders, Zeitschr. für wissensch. Zoologie, Bd. 3 u. 4.

Man war früher zu glauben genöthigt, dass jeder Eiweisskörper, der in die feste Form gebracht, damit auch in die unlösliche Modification übergeführt sei. Wurtz erst hat das Albumin in löslicher Modification und zugleich in fester Form dargestellt *) Für die übrigen Eiweisskörper ist dies noch nicht geschehen.

Für ein charakteristisches Merkmal der Eiweisskörper hielt man bis vor Kurzem auch ihren amorphen Zustand. Dagegen hat Reichert zuerst Krystalle beobachtet, deren Hauptbestandtheil ein Eiweisskörper war. Diese Beobachtung, ist dann von Funke, Lehmann, Radlkofer u. A. weiter verfolgt worden, ohne dass aber daraus bis jetzt für die Chemie der Eiweisskörper besondere Erfolge gewonnen wurden.

Die chemische Zusammensetzung der einzelnen Eiweisskörper ist eine sehr übereinstimmende. Zuverlässige Analysen ergeben folgende procentische Zusammensetzungen:

	Kohlenstoff	Wasserst.	Stickst.	Schwefel	Sauerst.	
1. Albumin	53,5	7,0	15,6	1,8	22,1	(Lieberkühn)
2. Pflanzenalbumin	53,7	7,1	15,6	0,8	22,8	(Dumas und Cahours)
3. Fibrin	52,7	6,9	15,4	1,2	23,8	(Mulder)
4. Pflanzenfibrin .	53,2	7,0	16,4	1,0	20,4	(Dumas und Cahours)
5. Caseïn	53,5	7,1	15,8	0,9	22,7	(Dumas und Cahours)
6. Legumin (Pflanzencaseïn)	50,5	6,9	18,1	0,5	24,0	(Dumas und Cahours) **)

Rationelle Formeln, d. h. Formeln, in welchen leicht die manchfachen Zersetzungen der Eiweisskörper sich ausdrücken lassen, besitzt man bis jetzt noch nicht für dieselben, da jene Zersetzungen noch nicht genügend studirt sind. Am besten stimmt mit der Zusammensetzung der Albuminverbindungen die von Lieberkühn für das reine Eiweiss auf gestellte Formel

$$C_{144} \; H_{112} \; N_{18} \; S_2 \; O_{44}.$$

Die Eiweisskörper kommen in den Pflanzen- und Thiergeweben wahrscheinlich immer in Verbindungen, als sogenannte Albuminate vor. Im Serum und Eiweiss ist das Albumin als Natronalbuminat enthalten. Ebenso ist das Caseïn der Milch immer an Alkali gebunden. Das Pflanzenalbumin findet sich dagegen meist in sauren Flüssigkeiten gelöst, die unmittelbar aus den Leguminosen erhaltene Lösung des Legumin (Pflanzencaseïn) ist vollkommen neutral. In welcher Verbindung das Fibrin vorkommt, ist noch unbekannt. Sehr innig gemengt mit den Eiweisskörpern und ihren Alkaliverbindungen sind einige Salze, namentlich Kochsalz, phosphorsaurer Kalk und etwas phosphorsaure Bittererde.

*) Wurtz, Annales de chim. et physique, 3. t. XII.

**) In den Analysen von Dumas und Cahours fehlt die Schwefelbestimmung. Ich habe sie daher nach andern Analysen ergänzt, und zwar in 2 und 6 nach Rüling, in 4 und 5 nach Verdeil.

Die Eiweisskörper sind so schwer von diesen Salzen zu trennen, dass fast immer Spuren derselben an ihnen zurückbleiben.

Ausser den aufgeführten Eiweisskörpern hat man noch einige andere unterschieden, die aber wahrscheinlich theils als isomere Modificationen theils als Mengungen betrachtet werden müssen, theils überhaupt noch zu unbekannt sind, als dass man mit Sicherheit über ihre nähere Beschaffenheit entscheiden könnte. Hierher gehören das Paralbumin, Metalbumin und Pankreatin (alle drei Modificationen des eigentlichen Albumin), das Vitellin (wahrscheinlich identisch mit Albumin), das Serumcaseïn *), ferner die Peptone, Parapeptone und Metapeptone, das Pepsin und Ptyalin. (Vergl. über die letzgenannten die Physiologie der Verdauung in der spec. Physiol.)

Bei der nahen Verwandtschaft aller Eiweisskörper lag die Vermuthung nahe, dieselben möchten von einer einzigen Substanz abzuleiten sein. Mulder hat zuerst auf diese Vermuthung eine Hypothese gegründet, nach welcher er ein schwefelfreies Radical Proteïn in allen diesen Substanzen annahm, daher dieselben auch häufig als Proteïnkörper bezeichnet werden. Am meisten empfiehlt sich bis jetzt die oben angegebene Formel von Lieberkühn $C_{144}\ H_{112}\ N_{18}\ S_2\ O_{44}$. Man kann dann annehmen, dass in dem gewöhnlichen Natronalbuminat des Eiweisses und Serums 1 Atom H durch 1 Atom Na ersetzt sei, also $C_{144}\ H_{111}\ Na\ N_{18}\ S_2\ O_{44}$. Hiernach ist das Albumin als eine schwache Säure zu betrachten, welche mit dem Natrium ein Salz bildet, und welche niederfällt, wenn man das Natrium an eine Säure bindet **)

§. 11. Nächste Derivate der Eiweisskörper als Producte der Thierzelle.

Die thierische Zelle erzeugt aus den Eiweisskörper einige meist sauerstoffreichere und kohlenstoffärmere Derivate, die theils bleibende Bestandtheile von Zellen bilden theils von Zellen ausgeschieden zu Intercellularsubstanz werden. Im pflanzlichen Organismus werden derartige Derivate der Eiweisskörper nicht erzeugt. Folgendes ist die procentische Zusammensetzung dieser Stoffe:

	Kohlenstoff	Wasserst.	Stickst.	Schwefel	Sauerst.	
1. Hornsubstanz . .	50,3	6,9	17,3	3,2	22,3	(Mulder)
2. Leimgebende Substanz	49,6	6,9	18,8	0,7	24,0	(Scherer)
3. Chondringebende Substanz	49,6	7,1	14,4	0,7	28,2	(Scherer) †).

Hierzu kommt eine durch ihren auffallenden Reichthum an Kohlenstoff sich auszeichnende Substanz:

4. Elastische Substanz	55,4	7,5	16,1	fehlt	20,9	(W. Müller).

Von diesen Stoffen bildet die schwefelreiche Hornsubstanz den

*) Vergl. über diese Stoffe v. Gorup-Besanez, physiologische Chemie, S. 134 u. f.

**) Lieberkühn, Poggendorff's Annalen der Physik, Bd. 86, 1852, Gerhard, organische Chemie, Bd. 4 S. 477.

†) Auch hier ist die in den Analysen von Scherer fehlende Schwefelbestimmung nach den Analysen von Verdeil ergänzt.

Hauptbestandtheil der Zellen, welche die Epithelien, die Epidermis, die Nägel, die Haare und alle andern epithelialen Gebilde zusammensetzen. Die leimgebende Substanz bildet die Hauptmasse der Intercellularsubstanz des Knochen- und Bindegewebes; ähnlich ist die chondringebende Substanz in der Intercellularsubstanz des Knorpels enthalten. Die elastische Substanz endlich bildet die Membranen gewisser Zellen sowie die Wandungen der von diesen ausgehenden feinen Fortsätze, ausserdem besteht aus ihr das sogenannte elastische Gewebe der Sehnen, Bänder, Gefässhäute, das aus einer Metamorphose der Intercellularsubstanz hervorgegangen ist.

Chemisch sind diese Körper durch folgende Hauptmerkmale charakterisirt: die Hornsubstanz löst sich nicht in kochendem Wasser und verdünnten Säuren, aber in Alkalien und concentrirten Säuren; leimgebende und chondringebende Substanz lösen sich in kochendem Wasser und erstarren beim Erkalten desselben zu Leim, beide unterscheiden sich hauptsächlich dadurch, dass die erstere Substanz aus ihren Lösungen durch die meisten Säuren (mit Ausnahme der Gerbsäure) nicht gefällt, die letztere aber gefällt wird. Die elastische Substanz endlich widersteht allen Lösungsmitteln mit Ausnahme der ziemlich concentrirten Alkalien.

Der einzige Körper aus dem Pflanzenreich, den man mit den obigen Derivaten der Eiweisskörper auf eine Linie stellen könnte, ist der s. g. Pflanzenleim, der mit dem Pflanzenfibrin zusammen den Kleber der Cerealien bildet und sich durch seine Löslichkeit in Alkohol auszeichnet. Aber dieser Stoff steht in allen seinen Eigenschaften dem Albumin viel näher als der leimgebenden Substanz der Thiere.

Von den aufgeführten vier Derivaten der Eiweisskörper lassen sich die drei ersten als hervorgegangen aus einem Oxydationsprocess des Albumin betrachten, da sie weniger Kohlenstoff und dafür mehr Sauerstoff als dieses enthalten. Dagegen ist die elastische Substanz im Gegentheil kohlenstoffreicher und sauerstoffärmer als das Albumin. Man kann also vermuthen, sie sei aus diesem durch einen Desoxydationsprocess entstanden. Auch dieser Reichthum an Kohlenstoff bietet eine gewisse Analogie mit der pflanzlichen Cellulose dar.

§. 12. Die stickstoffhaltigen Producte der Pflanzenzelle.

Bei der weiteren Umwandlung, welche der Inhalt der Pflanzen- und Thierzelle und die aus demselben zunächst erzeugten Producte erfahren, zersetzen sich unter dem Einfluss der von aussen zugeführten Stoffe nicht bloss die Eiweisskörper und ihre Abkömmlinge, sondern jene zugeführten Stoffe gehen auch unter sich vielfache Verbindungen ein. Wir sind bis jetzt nur im Stande, die Producte dieser chemischen Processe, deren Mittelpunkt die Zelle ist, in der Reihenfolge aufzuzählen, in der wir sie antreffen.

Die sämmtlichen Producte, die in der Zelle auftreten oder die aus

ihr austreten, trennen sich in stickstoffhaltige und stickstofffreie Körper. Die stickstoffhaltigen Substanzen gehen sämmtlich aus der Zersetzung der Eiweisskörper unter Hinzutritt von aussen aufgenommener Stoffe hervor. Von den stickstofffreien Substanzen entnehmen viele ohne Zweifel ebenfalls einen Theil ihrer Bestandtheile den Elementen der Eiweisskörper, ob aber die Eiweisskörper direct oder indirect an der Bildung aller Stoffe, die aus der Zelle hervorgehen, betheiligt sind, lässt sich bis jetzt nicht entscheiden, obgleich es als wahrscheinlich angesehen werden muss.

Die Wahrscheinlichkeit, dass die Eiweisskörper an der Bildung aller Bestandtheile des Organismus direct oder indirect betheiligt sind, ergibt sich aus der Thatsache, dass die ganze Zelle ursprünglich aus Eiweisskörpern besteht. Die dann zunächst auftretenden Stoffe können nicht wohl anders als unter Betheiligung der Eiweisskörper entstanden sein, bei den hierauf sich bildenden müssen wenigstens diese Derivate der Eiweisskörper sich betheiligt habeu, u. s. f. Speciell hat man das Hervorgehen stickstofffreier Körper aus den Eiweisskörpern für die Fette zu beweisen gesucht. Am schlagendsten möchte in dieser Beziehung die, nur nicht durch eine genügende Zahl von Beobachtungen bestätigte Thatsache sein, dass der Fettgehalt der Eier gewisser Thiere während der Entwicklung zunimmt, der Eiweissgehalt aber abnimmt. (Burdach.) Die manchmal krankhaft auftretende fettige Umwandlung ganzer Organe, die hauptsächlich aus Albuminaten bestehen, z. B. der Muskeln, beweist natürlich nichts, da hierbei ebensowohl das Eiweiss resorbirt und an seiner Stelle Fett abgelagert als das Eiweiss direct in Fett umgewandelt worden sein könnte *). Wo die Albuminate nicht direct an der Bildung der stickstofffreien Substanzen sich betheiligen, da thun sie dies ohne Zweifel indirect, indem sie als so genannte Gährungserreger bei jener Bildung mitwirken. Vergl. hierüber §. 41.

In der Pflanzenzelle entstehen folgende stickstoffhaltige Körper:

1) Die meisten Pflanzenfarbstoffe, vor allen das Chlorophyll (wahrscheinlich $C_{18}\ H_9\ NO_8$).

2) Die Pflanzenalkaloide, organische Basen, die, mit unorganischen oder organischen Säuren zu Salzen verbunden sind. Sie enthalten sämmtlich neben dem Stickstoff zugleich Kohlenstoff und Wasserstoff, die meisten ausserdem noch Sauerstoff.

Wir führen beispielsweise an:

Solanin	$C_{84}\ H_{73}\ N_2\ O_{28}$
Piperin	$C_{70}\ H_{37}\ N_2\ O_{10}$
Morphin	$C_{34}\ H_{19}\ N\ O_6$
Strychnin	$C_{22}\ H_{28}\ N_2\ O_2$
Coniin	$C_{16}\ H_{15}\ N$
Nicotin	$C_{10}\ H_7\ N.$

Die stickstoffhaltigen Pflanzenfarbstoffe wie die Pflanzenbasen sind im Verhältniss zu ihrem Kohlenstoffgehalt weit reicher an Stickstoff als die Eiweisskörper. Es erklärt sich dies daraus, dass in

*) Vergl. v. Gorup-Besanez, physiolog. Chemie, S. 159.

der Pflanze bei der Zersetzung der Eiweisskörper neben jenen stickstoffhaltigen eine grosse Zahl stickstofffreier Körper entsteht.

§. 13. Die stickstofffreien Producte der Pflanzenzelle.

Die hauptsächlichsten stickstofffreien Produkte der Pflanzenzelle sind folgende:

1) Die Kohlenhydrate, d. h. Körper, die neben einer Anzahl von Kohlenstoffatomen Sauerstoff und Wasserstoff in den Gewichtsverhältnissen des Wassers enthalten. Sie sind: die Cellulose, aus der die Zellenmembran und ihre Verdickungsschichten bestehen, die Stärke, die in Körnchen im Inhalt der Zellen vorkommt, das Dextrin und das Gummi, sämmtlich Körper von der Zusammensetzung C_{12} H_{10} O_{10}, ferner der Rohrzucker (C_{12} H_{11} O_{11}), sowie der Traubenzucker und Fruchtzucker (beide C_{12} H_{12} O_{12} + 2 aq.).

Den Kohlenhydraten stehen gegenüber:

2) Die Wachsarten, Fette, ätherischen Oele und Harze, in denen sämmtlich der Sauerstoff in geringerer Atomzahl als der Wasserstoff vorhanden ist. Einige ätherische Oele, sowie das in diese Gruppe zu stellende Kautschuk, sind sogar sauerstofffrei. Die verbreitetsten Fette des Pflanzenreichs sind das Palmitin und Oleïn, sie sind mit den Fetten des Thierreichs identisch. (S. diese, §. 15.)

Von den der Pflanze eigenthümlichen Stoffen, die hierher gehören, führen wir beispielsweise an:

Myricin	C_{20}	H_{20}	O
Cerin	C_{10}	H_{10}	O
Campher	C_{10}	H_8	O
Thymol	C_{20}	H_{14}	O_2
Rosenölstearopten	C_{16}	H_{16}	
Terpentinöl	C_{20}	H_{16}	
Kautschuk	C_8	H_7.	

3) Die Pflanzensäuren, die theils frei theils als Salze in dem Zellsaft gelöst sind. Sie enthalten häufig den Sauerstoff in grösserer Atomzahl als den Wasserstoff.

Beispiele:

Zimmtsäure	C_{18}	H_7	O_3
Gerbsäure	C_{18}	H_8	O_{12}
Weinsäure	C_8	H_4	O_{10}
Aepfelsäure	C_4	H_2	O_4.

Dem Pflanzen- und Thierreich gemeinsam sind die Oxalsäure (C_2 O_3) und die Ameisensäure (C_2 H O_3).

§. 14. Die stickstoffhaltigen Producte der Thierzelle.

Die stickstoffhaltigen Körper, die in der Thierzelle aus den Albuminaten und ihren nächsten Abkömmlingen erzeugt werden, trennen sich in folgende Gruppen:

1) Die thierischen Farbstoffe. Die Farbstoffe des Thierreichs sind fast sämmtlich (eine Ausnahme bilden nur einige von niederen Thieren erzeugte Farbstoffe, z. B. das Carmin) stickstoffhaltig und kohlenstoffreich. Das wichtigste unter denselben ist das Hämatin, der rothe Farbstoff des Blutes (C_{44} H_{22} N_3 O_6 Fe nach Mulder). Die übrigen Farbstoffe, namentlich die Farbstoffe der Galle, des Harns und das schwarze Pigment (Melanin), das in der Aderhaut des Auges, im Malpighischen Schleimnetz des Negers und sonst vielfach vorkommt, sind ohne Zweifel aus dem Hämatin hervorgegangen. Das Hämatin selbst, ebenso die Gallen- und Harnfarbstoffe existiren in gelöster Form; das Hämatin ist an die weiche Masse der Blutkörperchen gebunden, Gallen- und Harnfarbstoffe sind in den betreffenden Flüssigkeiten gelöst. Alle diese Farbstoffe können aber auch in feste und schwer lösliche Modificationen übergeführt werden. Solche kommen von dem Hämatin (als so genanntes Hämatoïdin) und von dem Gallenfarbstoff zuweilen im Organismus vor. Das Melanin existirt nur in fester Form, es bildet immer dunkele Körnchen, die in Zellen eingeschlossen sind.

2) Die basischen Stoffe des Thierleibes, Körper von sehr schwach basischen Eigenschaften, die im Organismus meistens nicht an Säuren gebunden sind, und im Verhältniss zu ihrem Kohlenstoffgehalt mehr Stickstoff und Sauerstoff enthalten als die pflanzlichen Alkaloïde.

Die wichtigsten hierher gehörenden Körper sind:

Leucin:	C_{12} H_{13} NO_4
Tyrosin:	C_{18} H_{11} NO_6
Glycin:	C_4 H_5 NO_4
Taurin:	C_4 H_7 NO_6 S_2
Kreatin:	C_8 H_9 N_3 O_4
Kreatinin:	C_8 H_7 N_3 O_2
Allantoin:	C_8 H_6 N_4 O_6
Harnstoff:	C_2 H_4 N_2 O_2.

Von allen diesen Stoffen kommen nur Glycin und Taurin an Säuren gebunden im Thierkörper vor, ohne aber mit denselben eigentliche Salze zu bilden, d. h. ohne deren saure Eigenschaften zu verändern. S. §. 15.

3) Eine Reihe organischer Säuren des Thierleibes ist stickstoffhaltig. Diese Säuren sind von ziemlich ausgeprägt sauren Eigenschaften und kommen daher zum grössten Theil an unorganische Basen gebunden, nur zu einem geringen Theil frei im Organismus vor.

Die wichtigsten dieser Säuren sind:

Inosinsäure:	C_{10} H_6 N_2 O_{10}, HO
Hippursäure:	C_{18} H_8 NO_5, HO
Harnsäure:	C_{10} H_2 N_4 O_4, 2HO.

Die stickstoffhaltigen Basen und Säuren des Thierleibes stehen zu den Eiweisskörpern ihrer Zusammensetzung nach in einem ähnlichen Verhältniss wie die Pflanzenbasen. Es ist aber bemerkenswerth, dass

in dieser Reihe stickstoffhaltiger Körper diejenigen, die dem Pflanzenreich angehören, fast alle stark basisch sind, kein einziger eine Säure ist, während diejenigen, die dem Thierreich angehören, sich in schwache Basen und Säuren trennen.

§. 15. Die stickstofffreien Producte der Thierzelle.

Die stickstofffreien Producte der Thierzelle sind folgende:

1) Zucker, als glykogene Substanz und als Traubenzucker (C_{12} H_{12} O_{12} + 2 aq.) in der Leber, als letzterer ausserdem im Chylus und Blut, als Inosit (C_{12} H_{12} O_{12} + 4 aq.) im Muskelfleisch, und als Milchzucker (C_{12} H_{11} O_{11} + aq.) in der Milch.

Nur selten kommen ausser Zucker noch andere Kohlenhydrate im Thierreich vor. Mit einiger Sicherheit ist nur die Cellulose als Bestandtheil des Mantels der Tunicaten nachgewiesen *).

2) Die thierischen Fette. Sie treten sehr früh im Zelleninhalt auf, wo sie in Form kleiner Körnchen sich ablagern; zuweilen erfüllen sie später den Inhalt der ganzen Zelle. Ihrer Hauptmasse nach finden sie sich daher stets als Zelleninhalt vor, gehen aber dann in kleiner Menge in alle Gewebe und Organe und fast in alle Flüssigkeiten über. Die drei verbreitetsten thierischen Fette sind das Palmitin, Stearin und Oleïn. Man betrachtet sie als Verbindungen einer der drei Säuren Palmitinsäure, Stearinsäure und Oleïnsäure mit dem Oxyd eines hypothetischen Radicals Glyceryl (C_6 H_5). Bei der Zersetzung trennt sich das Fett in 3 Atome Fettsäure und in 1 Atom Glycerin (C_6 H_8 O_6). Man kann der Zusammensetzung nach jedes der drei Fette entweder als Verbindungen eines Oxyds C_6 H_5 O_3 (das man von dem Radical Glyceryl = C_6 H_5 ableitet) mit 3 Atomen Fettsäure oder als ein Glycerin betrachten, in welchem 3 Atome HO durch 3 Atome Fettsäure ersetzt sind. Es ist nämlich:

Palmitin = 3 (C_{32} H_{31} O_3). C_6 H_5 O_3
Palmitinsäure

Stearin = 3 (C_{36} H_{35} O_3). C_6 H_5 O_3
Stearinsäure

Oleïn = 3 (C_{36} H_{33} O_3). C_6 H_5 O_3.
Oleïnsäure

Von diesen drei Fetten hat das Stearin die grösste Consistenz, das Oleïn ist bei gewöhnlicher Temperatur flüssig, und das Palmitin steht zwischen ihnen in der Mitte. Es entspricht dies der Consistenz der Fettsäuren, die in ihre Zusammensetzung eingehen.

---

*) C. Schmidt, zur vergleichenden Physiologie der wirbellosen Thiere. Dorpat 1845.

Das menschliche Fett ist grösstentheils aus Palmitin und Oleïn, zu einem geringeren Theil aus Stearin gemengt, welches letztere schwierig von dem Palmitin zu trennen ist, daher ein Gemenge von Stearin und Palmitin lange als ein besonderes Fett (Margarin) galt.

In der Nervensubstanz kommt ausser den drei genannten noch ein Fett vor, dessen Zusammensetzung bis jetzt nicht genau bekannt ist, das aber Stickstoff und vielleicht auch Phosphor zu enthalten scheint. Man hat es Cerbrin genannt.

In seinen physikalischen Eigenschaften den Fetten ähnlich ist das Cholestearin (C_{28} H_{21} O), ein indifferenter Körper, der in der Galle, im Blut, im Gehirn als normaler Bestandtheil gefunden wird.

Mit den fetten Säuren verwandt ist die Cholsäure (C_{48} H_{39} O_9, HO), ein wesentliches Secretionsproduct der Leberzellen. Sie kommt in Verbindung mit dem Glycin und mit dem Taurin vor, behält aber in diesen Verbindungen noch sauere Eigenschaften, daher die eine Verbindung als Glykocholsäure, die andere als Taurocholsäure bezeichnet wird. Beide sind wasserfreie Cholsäuren verbunden mit Glycin oder Taurin, aus welchem je 1 Atom Wasser ausgetreten ist; nämlich

$$\text{Glykocholsäure} = C_{48}\ H_{39}\ O_9.\ \ C_4\ H_4\ NO_3$$
$$\text{Taurocholsäure} = C_{48}\ H_{39}\ O_9.\ \ C_4\ H_6\ NO_5\ S_2.$$

In der Galle finden sich beide gepaarte Säuren an Natron gebunden als lösliche, seifenähnliche Salze.

Der Glykocholsäure analog ist die Hyoglykocholsäure, die in der Galle der Schweine aufgefunden wurde. Sie ist zusammengesetzt C_{50} H_{40} O_8. C_4 H_4 NO_3. Eine ihr entsprechende Hyotaurocholsäure ist in zu kleiner Menge vorhanden, so dass ihre Zusammensetzung noch nicht sicher festgestellt werden konnte. Der Analogie nach darf man vermuthen, dass sie = C_{50} H_{40} O_8. C_4 H_6 NO_5 S_2 zusammengesetzt ist. Vielleicht findet man mit der Zeit bei anderen Thieren noch weitere Abweichungen in der Zusammensetzung des der Cholsäure entsprechenden Paarlings.

Erwähnen wollen wir hier, dass man die Hippursäure ganz ähnlich als einen Paarling des Glycins mit einer stickstofffreien Säure, der Benzoësäure (unter Verlust von 2 Atomen HO) betrachten kann. Es ist nämlich:

$$\underset{\text{Hippursäure}}{C_{18}\ H_9\ NO_6} + 2\ HO = \underset{\text{Benzoësäure}}{C_{14}\ H_6\ O_4} + \underset{\text{Glycin}}{C_3\ H_5\ NO_4}.$$

Für die Richtigkeit dieser Betrachtung spricht, dass die Hippursäure bei ihren Zersetzungen sich leicht in Benzoësäure und Glycin spaltet. Es bleiben dann die Harnsäure und die Inosinsäure als die einzigen stickstoffhaltigen Säuren des Thierkörpers übrig. Sollte es gelingen, auch diese noch in einen stickstoffhaltigen Paarling und in eine stickstofffreie Säure zu zerlegen, so wäre damit eine weitere Analogie mit den Zersetzungsproducten der pflanzlichen Zelle hergestellt, unter denen, wie erwähnt, die Gruppe der stickstoffhaltigen Säuren fehlt.

3) Die stickstofffreien Säuren. Gegenüber der grossen Zahl organischer Säuren, die der Zellsaft der Pflanzen führt, ist die Menge dieser Säuren im thierischen Organismus nur sehr gering, und die meisten derselben haben bloss die Bedeutung von Auswurfstoffen der Zellen und Gewebe. Es gehört hierher namentlich eine Reihe von Säuren, die

nach ihrer Zusammensetzung mit den Fettsäuren in eine Gruppe gehört, von ihnen aber durch eine im Verhältniss zum gleichen Sauerstoffgehalt weit kleinere Anzahl von Kohlenstoff- und Wasserstoffatomen sich unterscheidet. Die den Fettsäuren verwandtesten dieser Säuren, nämlich die Ameisensäure (C_2 HO_3, HO), die Essigsäure (C_4 H_3 O_3, HO) und die Buttersäure (C_8 H_7 O_3, HO), sind flüchtig und kommen im thierischen Organismus theils frei, theils an Basen gebunden, immer aber in geringer Menge nur vor. Ebenso ist die Oxalsäure (C_4 O_6, 2 HO) nur in Ausnahmsfällen reichlicher in den Excreten zu finden. Dagegen gehört die Milchsäure (C_6 H_5 O_5, HO) zu den wichtigsten und verbreitetsten Erzeugnissen der thierischen Zelle, sie wird in reichlicher Menge namentlich erzeugt von den Zellen der Magenschleimhaut und von den Muskelzellen. Keine dieser Säuren ist dem Thierreich ausschliesslich eigen, wenn auch die Milchsäure im Pflanzenreich seltener und mehr nur als Zersetzungsproduct pflanzlicher Stoffe aufzutreten pflegt.

Diejenigen chemischen Bestandtheile der Pflanzen- und Thierzelle und ihrer Producte, die wir bis hierher betrachtet haben, pflegt man als deren organische Bestandtheile zu bezeichnen. Man will damit ausdrücken, dass dieselben von den Organismen selber gebildet werden. Chemisch sind dieselben dadurch charakterisirt, dass sie sämmtlich Kohlenstoff und diesen meist in hoher Atomzahl enthalten. Viele dieser Bestandtheile kennen wir bis jetzt nur als Producte der Zellenthätigkeit, sie haben ausserhalb des Organismus noch nicht erzeugt werden können. Hierher gehören namentlich die Eiweisskörper und ihre nächsten Abkömmlinge, also diejenigen Verbindungen gerade, mit denen das Zellenleben beginnt, und aus denen die übrigen Kohlenstoffverbindungen erst hervorgehen. Unter diesen letzteren sind es namentlich die einfacher zusammengesetzten, die weniger Kohlenstoffatome enthaltenden, welche bis jetzt ausserhalb des Organismus und aus Bestandtheilen der unorganischen Natur erzeugt werden konnten.

Von den Bestandtheilen des pflanzlichen Organismus ist namentlich eine grosse Anzahl ätherischer Oele und organischer Säuren bereits künstlich dargestellt worden. Dagegen hat man bis jetzt die von den Pflanzen erzeugten organischen Basen (Alkaloide) noch nicht ausserhalb des Organismus zu erzeugen vermocht, obgleich es gelungen ist, eine grosse Zahl basischer Körper künstlich darzustellen, die sich in chemischer Hinsicht vollkommen den von der Pflanze erzeugten analog verhalten. Von den stickstoffhaltigen Producten des thierischen Organismus sind namentlich der Harnstoff, das Kreatinin, Leucin, Tyrosin und Glycin bisher ausserhalb des Körpers dargestellt worden. Unter ihnen hat die künstliche Darstellung des Harnstoffs ein besonderes Interesse, weil Wöhlers Entdeckung dieser Darstellung, durch isomere Umwandlung des cyansauren Ammoniaks in der Wärme, zum ersten Mal die vitalistische Hypothese, dass keines von den chemischen Erzeugnissen des Organismus künstlich darstellbar sei, gestürzt hat, und weil, da das cyansaure Ammoniak aus lauter Bestandtheilen der unorganischen Natur durch Synthese erzeugt werden kann, hiermit der Beweis geliefert ist, dass auch der Harnstoff, eines der wichtigsten Umsetz-

ungsproducte der Eiweisskörper rein aus unorganischen Stoffen zusammengesetzt werden kann. Dies berechtigt zu der Erwartung, dass es vervollkommneten Methoden und namentlich einer vollkommneren Einsicht in die chemischen Zersetzungsprocesse innerhalb des Organismus dereinst gelingen wird, die Eiweisskörper selbst und ihre näheren Abkömmlinge noch künstlich darzustellen. Das Nämliche gilt von den Fetten, die man bis jetzt nur aus dem Glycerin und den Fettsäuren zu componiren, nicht aber eigentlich künstlich darzustellen vermochte. Dagegen sind die übrigen stickstofffreien Säuren des thierischen Organismus, wie die Milchsäure, Buttersäure, Essigsäure, Ameisensäure, Oxalsäure, sehr häufige Zersetzungsproducte chemischer Processe ausserhalb des Organismus.

§. 16. Unorganische Bestandtheile der Pflanzen- und Thierzelle.

Die organischen Bestandtheile, die theils wesentlich in die Zusammensetzung der Zelle eingehen, theils durch die Zersetzung der die Zelle zusammensetzenden Stoffe innerhalb des Organismus entstehen, sind mit unorganischen Verbindungen innig vereinigt. Diese Verbindungen verlassen meistens den Organismus in derselben Form, in welcher er sie von aussen aufnahm. Trotzdem sind mehrere derselben für das Leben der Zelle von unentbehrlicher Wichtigkeit.

Keinem pflanzlichen oder thierischen Organismus fehlt das Wasser. Es ist das allgemeine Quellungs- und Lösungsmittel, das namentlich in den jugendlichen Zellen dem Gewicht nach den Hauptbestandtheil, oft $^3/_4$ der ganzen Masse, ausmacht. Im pflanzlichen Organismus findet sich das Wasser zum Theil in die Eiweisskörper, zu einem kleineren Theil auch in die Cellulosewandungen imbibirt, vorzüglich aber ist es im Zellsafte, in dem an Wasser reichsten Zellenbestandtheil enthalten. Im thierischen Organismus ist das Wasser Quellungsmittel der Eiweisskörper und ihrer Derivate; die letzteren besitzen ein sehr verschiedenes Quellungsvermögen und sind bald ebenso reichlich von Flüssigkeit durchtränkt wie die plastischen Eiweisskörper (die leimgebende Substanz des Bindegewebes), bald fast vollkommen starr und für Flüssigkeit undurchdringlich (der Knochen), oder zwischen diesen zwei Extremen die Mitte haltend (Knorpel, elastische Substanz, Oberhaut).

Im Innern thierischer Zellen finden sich niemals wässerige Lösungen angehäuft, und dies bildet einen wesentlichen Unterschied derselben von den späteren Entwicklungsstufen der pflanzlichen Zelle, dagegen scheidet die thierische Zelle häufig wässerige Lösungen aus, theils um Secrete zu bilden (in den Drüsen), theils um mit einer flüssigen Intercellularsubstanz sich zu mischen (Blut und Lymphe).

In der Flüssigkeit der jugendlichen Pflanzenzelle finden sich Sauerstoff, Kohlensäure und Ammoniakgas absorbirt. Das am reichlichsten vorhandene unter diesen Gasen, die in den alternden Pflanzenzellen allmälig verschwinden, ist die Kohlensäure. In den thierischen Organismen finden sich nur der Sauerstoff und die Kohlensäure als nor-

male Zellenbestandtheile. Beide Gase sind bei den höheren Thieren hauptsächlich in gewissen Zellen, in den Zellen des Blutes, vorhanden, und während in den Zellen der Pflanze die Kohlensäure überwiegt, steht in den Zellen des Thieres der Sauerstoff in relativem Uebergewicht.

Einen wesentlichen Bestandtheil des pflanzlichen Organismus bilden die Metalle der Alkalien und alkalischen Erden. Sie finden sich meist im Zellsafte gelöst, theils an organische Säuren, theils an Mineralsäuren gebunden. Die mit organischen Säuren (Aepfelsäure, Weinsäure u. s. f.) verbundenen Alkalien werden in der Asche der Pflanze als kohlensaure Salze gefunden, da die Pflanzensäuren durch die Sauerstoffaufnahme bei der Verbrennung immer in die sauerstoffreichste Verbindung des Kohlenstoffs, in die Kohlensäure, übergehen, während ihr Wasserstoff sich mit dem Sauerstoff zu Wasser verbindet. Auch die Schwefelsäure der in der Asche enthaltenen schwefelsauren Alkalien ist aus der Oxydation des Schwefels organischer Verbindungen entstanden. Unter den Salzen der Mineralsäuren sind das Chlornatrium, das Chlorkalium und der phosphorsaure Kalk die wichtigsten. Diese Salze fehlen namentlich niemals den jugendlichen Pflanzenzellen und sind hier innig mit den Eiweisskörpern gemengt. Eine Substanz, die immer erst in den alternden Zellen sich ablagert, ist dagegen die Kieselerde. Sie findet sich namentlich in den der Oberfläche zunächst liegenden Schichten und gibt so eine Art von schützendem Panzer ab.

In dem Gehalt der Pflanze an Mineralbestandtheilen existirt eine gewisse Variabilität. So können Natrium und Kalium für einander eintreten, und pflegen die Kalisalze der Landpflanzen in den Seepflanzen durch Natronsalze ersetzt zu sein. Für Chlor tritt in den letztern zum Theil auch Jod ein und findet sich daher neben dem Chlornatrium auch Jodnatrium. In allen Pflanzen kann ein Theil des Gehalts an Natronsalzen durch Kali- oder Kalksalze ersetzt werden, und umgekehrt an die Stelle des Kalks kann die Bittererde treten, in allen diesen Fällen folgt aber der Gehalt der Pflanze an Basen dem Gesetze, dass die in denselben enthaltene Anzahl von Sauerstoffatomen constant bleibt. (Liebig).

Die wesentlichen Mineralbestandtheile der pflanzlichen Zelle sind auch der Thierzelle eigen. Die jugendliche Zelle enthält in beiden Reichen nicht nur dieselben Bestandtheile, sondern auch beide in nahezu denselben Mengenverhältnissen. Nur pflegt in den Pflanzenbestandtheilen das Alkali, in den Thiergeweben die Phosphorsäure zu überwiegen, auch dieser Unterschied fehlt übrigens in der ersten Bildungszeit der Zelle, in welcher stets das Alkali überwiegend gefunden wird. Der phosphorsaure Kalk, das phosphorsaure Natron und phosphorsaure Kali finden sich im Thierorganismus theils als alkalische, theils als saure Salze. Die sauer reagirenden Verbindungen $NaO, 2HO. PO_5$ und $KO, 2 HO. PO_5$ finden sich im Saft der Muskeln und im Harn, die alkalisch reagirenden Verbindungen $2 NaO, HO. PO_5$ und $2 KO, HO. PO_5$ in reichlicher Menge im Blute. Der phosphorsaure Kalk findet sich in den fe-

sten Geweben, die er vorzüglich zusammensetzt, in den Knochen und Zähnen, als dreibasisches Salz, 3 Ca PO_5. Wo der phosphorsaure Kalk in thierischen Flüssigkeiten gelöst vorkommt, da ist er theils als saures Salz (CaO, 2 HO. PO_5 im Harn), theils in freier Kohlensäure oder in organischen Säuren gelöst und meist innig an Albuminate gebunden. Neben dem phosphorsauren Kalk findet sich immer eine kleinere Menge phosphorsaurer Bittererde, und zwar in correspondirenden Verbindungen (3 Mg O. PO_5, im Harn 2 Mg O, HO. PO_5). Endlich ist neben diesen phosphorsauren Salzen immer auch kohlensaurer Kalk und kohlensaure Bittererde anzutreffen, theils in fester Form, theils gelöst in einem Ueberschuss von Kohlensäure. Während im Organismus der Fleischfresser die Menge der kohlensauren Salze sehr gering ist, werden dieselben in ziemlich beträchtlicher Quantität in dem Organismus der Pflanzenfresser erzeugt, in welchem sie aus der Oxydation pflanzensaurer Alkalien entstehen.

Zu den wichtigsten Mineralbestandtheilen des Thierkörpers gehören endlich die Chlorsalze der Alkalien. Sie sind immer in Wasser gelöst und durchtränken in dieser Lösung alle Zellen und Gewebe. Das Chlornatrium ist das verbreitetste derselben: es ist namentlich Bestandtheil aller secernirten Flüssigkeiten und Intercellularsubstanzen, während das Chlorkalium in überwiegender Menge in der Flüssigkeit der Zelle selbst gelöst ist. Der Gehalt der organisirten Elemente an diesen Salzen ist ein äusserst constanter.

Aus der Zersetzung der Chloride stammt die einzige unorganische Säure, die, neben der Kohlensäure, im freien Zustand im Thierkörper vorkommt, die Chlorwasserstoffsäure. Sie wird, so weit bekannt ist, ausschliesslich von den Zellen der Labdrüsen des Magens gebildet und abgesondert.

§. 17. Vergleichender Rückblick auf die chemische Beschaffenheit der Pflanzen- und Thierzelle.

Die wichtigsten Differenz- und Uebereinstimmungspunkte in dem Chemismus der pflanzlichen und thierischen Zellen lassen sich in folgende Sätze zusammenfassen:

1) Die Eiweisskörper, die in der pflanzlichen und thierischen Zelle am frühesten auftreten, sind in beiden von wesentlich gleicher Beschaffenheit.

2) Die thierische Zelle erzeugt aus den Eiweisskörpern einige denselben nahe verwandte gewebebildende Stoffe, die der Pflanzenzelle fehlen (Hornsubstanz, leimgebende und elastische Substanz).

3) Weitere Umwandlungsproducte der Eiweisskörper sind stickstoffhaltige Basen, die sowohl im pflanzlichen als im thierischen Organismus vorkommen, in ersterem aber von einer fast mit jeder Species wechseln-

den Zusammensetzung, in letzterem von einer bei den verschiedensten Arten constanten Zusammensetzung sind; die Pflanzenbasen sind stärker alkalisch, im Thierorganismus findet sich neben den stickstoffhaltigen Basen eine Reihe stickstoffhaltiger Säuren.

4) An stickstofffreien Substanzen ist der pflanzliche Organismus weit reicher als der thierische; bei weitem die meisten stickstofffreien Körper, die dem Thierorganismus eigen sind, kommen auch im pflanzlichen Organismus vor (Zucker, Fett, stickstofffreie Säuren), ausserdem besitzt aber der letztere noch eine grosse Zahl ihm eigenthümlicher stickstofffreier Substanzen (Cellulose, Stärke, Gummi, ätherische Oele, Wachsarten, Harze, Pflanzensäuren).

5) Das Wasser, das einen Hauptbestandtheil aller Organismen bildet, ist in der frühesten Zeit in die Eiweisskörper der Zelle sammt den Stoffen, die es gelöst enthält, imbibirt; später bildet es in der Pflanzenzelle besondere Ansammlungen (Zellsaft), im Thierorganismus verbleibt es theils Quellungsmittel der Zelle selbst und der aus ihr entstandenen Gewebe, theils bildet es das Lösungsmittel der secernirten Flüssigkeiten.

6) In den jugendlichen Zellen der Pflanze sind in Wasser gelöst die gasförmigen Stoffe Sauerstoff, Kohlensäure und Ammoniak, die thierische Zelle führt nur Sauerstoff und Kohlensäure, in der Pflanze überwiegt die Menge der absorbirten Kohlensäure, im thierischen Organismus die Menge des absorbirten Sauerstoffgases.

7) Die Thier- und Pflanzenzelle bedürfen beide einer Reihe von Metallsalzen, namentlich der Chloralkalien und der phosphorsauren Salze der Alkalien und alkalischen Erden; beide führen diese Salze in nahezu denselben, die Thierzelle aber in constanteren Mengeverhältnissen als die Pflanzenzelle, und es können in jener weit weniger als in dieser die einzelnen Chloride und Phosphate substituirend für einander eintreten.

3. Aufbau der Gewebe und Organe.

§. 18. Allgemeine Eintheilung der Gewebe und Organe.

Der Keim eines jeden Pflanzen- und Thierorganismus ist nach seiner Form und Function eine Zelle. Aus der Zelle entstehen daher alle Gewebe und Organe.

Die Keimzelle zerfällt bei ihrem Wachsthum in eine grössere Anzahl von Zellen. Aus diesen können auf dreifache Weise die Gewebe hervorgehen: erstens durch unmittelbare Aneinanderlagerung der Zellen, zweitens durch Verschmelzung von Zellen, und drittens durch Absonderungen der Zellen. Von diesen drei möglichen Formen der Gewebebildung kommen im Pflanzenreich nur die beiden ersten in erwähnens-

werther Weise vor, im Thierreich dagegen sind alle drei Formen der Gewebebildung zu finden.

Häufig vereinigen sich Gewebe, die zuweilen nur einer, manchmal aber auch zweien oder selbst dreien der genannten Formen angehören, zu einem in functioneller Beziehung zusammengehörigen Ganzen, das man als Organ bezeichnet.

Die Unterscheidung und Eintheilung der Gewebe beruht ausschliesslich auf anatomischen, die Unterscheidung und Eintheilung der Organe ausschliesslich auf physiologischen Gründen. Man classificirt daher auch die Gewebe nur nach ihrer Bildung und Structur, die Organe nur nach ihrer Function.

Da die Function innig mit der Structur zusammenhängt, so trifft es sich natürlich immer, dass Organe von übereinstimmender Function auch aus Geweben von übereinstimmender Structur bestehen. Abweichungen von dieser Regel entstehen nur dadurch, dass wir die Organe meist unter grössere Classen subsumiren, wo dann das einzelne Organ in seiner Function und demgemäss auch in seiner Structur Besonderheiten zeigt. So sind im Ganzen die Gewebe der glatten und der quergestreiften Muskeln ebenso in ihrer Bildung analog und verschieden, wie sie in ihrer Function analog und verschieden sind, und die Drüsen, Organe, deren einziges übereinstimmendes Merkmal in der Function der Absonderung besteht, weichen nicht weniger in ihrer Structur von einander ab, als die verschiedenen Absonderungen von einander abweichen.

Aus den complicirten Bedingungen, welche jeder einzelnen Function eines Organismus zu Grunde liegen, erklärt es sich, dass meistens mehrere Gewebe zur Bildung eines Organs zusammentreten. Nur der Pflanze genügt zuweilen ein einziges Gewebe, im Thierleibe gibt es dagegen kein Organ, das nicht aus allen drei Formen der Gewebe zusammengesetzt wäre

Während Organe natürlich immer aus Geweben entstehen müssen, ist das Umgekehrte nicht gleichfalls richtig: nicht alle Gewebe müssen zu Organen zusammentreten. Organ nennen wir nur einen Complex von Geweben, der eine functionelle Einheit darstellt. Es gibt aber Gewebe, die bloss als Verbindungs- und Unterstützungsmittel von Organen dienen. Im pflanzlichen Organismus kommen solche Gewebe nicht vor. Die feste Cellulosehülle der Zellen und Gefässe macht hier ein getrenntes Hervortreten besonderer Schutz- und Unterstützungsgewebe überflüssig; dagegen gehört im Thierkörper hierher die ganze Reihe der Bindesubstanzgewebe (Bindegewebe, Knorpel, Knochen), die übrigens vielfach auch in die Zusammensetzung von Organen eingehen.

§. 19. Die pflanzlichen Gewebe.

Die Gewebe des Pflanzenorganismus sind:

1) Das Zellengewebe, aus an einander gelagerten Zellen bestehend, die selten nur Gänge oder grössere Räume (Intercellulargänge, Intercellularräume) zwischen sich lassen, welche mit Luft oder Saft gefüllt sind. Im weicheren Parenchym der Pflanzen sind die Zellen nach allen Seiten ungefähr gleichmässig ausgebildet und erhalten dadurch

eine kugelige oder polyedrische Form (Parenchymgewebe); im Bast und im Holze wachsen die Zellen zu gestreckten Formen aus, die innig mit einander verwachsen (Prosenchymgewebe).

2) Das Gefässgewebe. Die Elemente dieses Gewebes sind die Gefässe, vor deren Bildung gleichfalls eine Aneinanderreihung von Zellen vorausging, wobei aber im Lauf der Entwickelung die Querwände zwischen den an einander gereihten Zellen resorbirt wurden. Die Gefässe sind lange Schläuche, die in Bündel (Gefässbündel) zusammentreten und in den Achsenorganen der Pflanze stets nach der Längsrichtung verlaufen. Die Structur ihrer Wandung entspricht ganz der Structur der Zellenwandung, namentlich aber treten die aufgelagerten Celluloseschichten bald in spiralige, bald in kreisförmige Windungen, bald in netzförmige Geflechte auseinander, und es werden darnach die Hauptformen der Gefässe unterschieden (Spiralgefässe, Ringgefässe, netzförmige Gefässe). Die Gefässe kommen niemals als ausschliessliche Elemente eines Pflanzengewebes vor, sondern zwischen den Gefässbündeln finden sich immer Anhäufungen von Zellen, namentlich von Prosenchymzellen.

§. 20. Die pflanzlichen Organe.

Der pflanzliche Organismus enthält nur zwei Reihen von Organen: die Achsenorgane und die Blattgebilde. Beide sind aus den nämlichen zwei Grundtypen des Pflanzengewebes, aus Zellen und Gefässen, zusammengesetzt, ihr Unterschied besteht bloss in der verschiedenen Anordnung dieser Elemente.

Die Achsenorgane bestehen aus einem Parenchym von Zellen, das in der Längsrichtung von Gefässbündeln durchzogen wird, die bald über das ganze Parenchym zerstreut sind (Monocotyledonen) bald einen oder mehrere Ringe bilden (Dicotyledonen). Die Gefässbündel werden nach aussen, gegen die Rinde hin durch eine Schichte lang gestreckter Prosenchymzellen begrenzt; zwischen den Gefässen und Prosenchymzellen liegt eine Schichte weicher Zellen (Cambium oder Bildungsgewebe), aus deren Verschmelzung noch fortan neue Gefässe sich bilden. Die Zellen des Markes setzen sich zwischen den einzelnen Gefässbündeln in die Zellen der Rinde fort, die hier drei übereinander liegende Schichten bilden, eine innerste Schichte chlorophyllhaltiger Zellen, eine mittlere, die aus Korksubstanz besteht, und deren Zellen vielfach mit Luft gefüllt sind, und eine äusserste, die Oberhaut, die aus ebenfalls zum Theil mit Luft erfüllten, seitlich fest zusammenhängenden Zellen zusammengesetzt ist.

Die Blattgebilde bestehen wie die Achsenorgane aus Zellen und Gefässbündeln. Die letztern, die aus den Gefässbündeln der Achsenorgane entspringen, treten im Blatt aus einander und nehmen die Zellen zwischen sich; zuweilen vereinigen sich die aus einander getretenen Gefässbündel wieder und bilden ein anastomisirendes Netz. Das Parenchym zwischen den Gefässbündeln besteht aus chlorophyllhaltigen Zellen, die auf beiden Flächen von Oberhautzellen überkleidet sind. Die Oberhautzellen haben, namentlich auf der unteren Seite des Blattes, vielfach Spaltöff-

nungen zwischen sich, diese führen in Lufträume zwischen den grünen Parenchymzellen, welche Lufträume man wegen ihrer Beziehung zu den respiratorischen Functionen der Pflanze auch als Athmungshöhlen bezeichnet.

Im Wesentlichen als umgewandelte Blattgebilde sind die Blüthenorgane zu betrachten: die Kelch-, Frucht- und Blumenblätter, wie auch die Staubgefässe verhalten sich ganz analog den Blättern des Laubes; das Eichen wie der Pollen entstehen nur durch eine eigenthümliche Wucherung der Parenchymzellen.

§. 21. Die thierischen Gewebe.

Im thierischen Organismus haben wir drei Formen von Geweben zu unterscheiden:

1) Gewebe aus unmittelbarer Aneinanderreihung der Zellen hervorgegangen. Es gehören hierher zunächst die sämmtlichen Oberhautgewebe. In ihnen haben die Zellen meist keine andere Metamorphose erfahren, als wie sie sich aus der dichten Aneinanderlagerung bei nach allen Seiten gleichem Wachsthum erklärt, es kommen also hier die verschiedensten Formen rundlicher, polygonaler und abgeplatteter Formen vor, zuweilen ist auch das Längenwachsthum überwiegend, und es entstehen dann cylindrische Formen. Die Epithelien überkleiden, bald in mehrfach geschichteter, bald in einfacher Lage, die äussere Oberfläche des Körpers, die mit derselben communicirenden Schleimhäute der Verdauungs- und Respirationswege, sowie die abgeschlossenen serösen Säcke. Eine besondere Modification epithelialer Bildung sind die Nägel und die Hornsubstanz: in beiden sind die Zellen schmal, stark verlängert und mit einander zu einem scheinbar fast homogenen Gewebe verwachsen.

Ein Gewebe selbstständig gebliebener Zellen, die in der Form mit den Epithelialzellen grosse Aehnlichkeit haben, bilden die Zellen des Drüsengewebes. Die Zellen sind der wesentliche secretbildende Bestandtheil der Drüse, in deren Zusammensetzung noch zahlreiche andere Gewebselemente eingehen. Die Drüsenzellen behalten gewöhnlich abgerundete, sphärische oder ellipsiodische Formen und eine weichere Beschaffenheit. Häufig gehen die Drüsenzellen sehr schnell zu Grunde, indem sie selbst zu Bestandtheilen des von ihnen gelieferten Secretes werden (Colostrumzellen, Schleimkörperchen), oft persistiren sie länger und gehen dann erst nach ihrem gänzlichen Zerfall in das Secret über.

Die dritte Abtheilung der hierher gehörigen Gewebe bildet das Muskelgewebe. Die Zellen, welche dieses Gewebe bilden, verhalten sich in ihrer Form zu den Zellen des Epithelial- und Drüsengewebes etwa wie die Prosenchymzellen zu den Parenchymzellen der Pflanze. In den Muskeln des Körpers ist das Gewebe der Muskelzellen stets mit andern Gewebselementen, namentlich mit Bindegewebe, innig gemengt. Das Gewebe der Muskelzellen selbst aber zerfällt in zwei Unterabtheil-

ungen, die sich in Structur und Function unterscheiden: in das glatte Muskelgewebe und in das quergestreifte Muskelgewebe.

Das glatte Muskelgewebe besteht aus sehr verlängerten, $^1/_{50}$—$^1/_{25}$''' langen und höchstens $^1/_{200}$''' breiten Zellen mit einem Kern in ihrer Mitte, eine Differenz von Inhalt und Hülle lässt sich an diesen Zellen nicht erkennen, sie bestehen in ihrer ganzen Masse aus einem sehr dichten Protoplasma. Das glatte Muskelgewebe bildet beim Menschen einen zusammenhängenden Schlauch, der den ganzen Verdauungskanal vom untern Theil der Speiseröhre bis zum Ende des Mastdarms auskleidet; es findet sich ausserdem als besondere Lage in der Schleimhaut und in kleinen Gruppen in der äusseren Haut.

Das quergestreifte Muskelgewebe besteht aus Fäden von cylindrischer Form, die eine sehr wechselnde Länge (sie haben fast immer die Länge des ganzen Muskels) und eine Breite von $^1/_{50}$—$^1/_{200}$''' besitzen. Man bezeichnet diese Fäden als Muskelprimitivbündel. Jedes Muskelprimitivbündel ist aus einer Zelle hervorgegangen, die anfangs aus einem weichen Protoplasmainhalt und einem centralen Kern bestand: während diese Zelle ein bedeutendes Längenwachsthum erfuhr, zerfiel das Protoplasma in eine grosse Zahl quergestreifter Fibrillen und der Kern zerfiel durch successive Theilung in eine grosse Zahl einzelner Kerne, die sich, da das Muskelrohr während dessen immerfort wächst, schliesslich über die ganze Länge desselben zerstreut finden. Zugleich geht die Membran der Zelle in eine sehr feste elastische Haut über, die man als Sarkolemma bezeichnet. Es entwickelt sich hiernach die quergestreifte Muskelzelle nicht bloss vollkommen der glatten analog, sondern es gibt auch eine Zeit in ihrer Entwicklung, in welcher sie jener vollkommen ähnlich ist. Dem entspricht es, dass man bei verschiedenen Thieren manchmal Uebergänge zwischen beiden Formen des Muskelgewebes vorfindet.

Der Nachweis für die Analogie des quergestreiften mit dem glatten Muskelgewebe ist zuerst von Remak geliefert worden, welcher beobachtete, dass das erstere im Anfang seiner Entwicklung aus verlängerten Zellen besteht, deren Protoplasmainhalt anfangs ungeformt ist, aber schon Contractilität besitzt und sich später erst in kleine Elemente sondert, die sich der Länge nach zu den Fibrillen an einander reihen. Darüber was eigentlich die Elemente des quergestreiften Muskelgewebes seien, ist lange Streit geführt worden. Nach der Analogie mit allen übrigen Geweben, namentlich mit dem glatten Muskelgewebe, müssen die Muskelzellen oder Muskelprimitivbündel selbst als die Elementartheile angesehen werden. Will man aber diese Elementartheile noch weiter zergliedern, so ist man ebenso berechtigt, sie mit der Mehrzahl der Anatomen in Längsfibrillen als mit Bowman in Querfibrillen zu zerspalten: offenbar erscheint der auf einer früheren Bildungsstufe homogene Inhalt nur desshalb nach der Länge und Quere gestreift, weil er die Neigung hat, nach diesen beiden Richtungen zu zerfallen. Die letzten, nicht weiter mehr zerlegten Bestandtheile der Muskelfaser sind daher jene kleinen Elemente, die durch die Längs- und Quer-

spaltung der Faser gleichzeitig entstehen. Diese kleinen Elemente von annähernd cubischer Form haben, wie Brücke gezeigt hat, die Eigenschaft, das Licht stark und doppelt zu brechen, weshalb sie von ihm als Disdiaklasten bezeichnet wurden. Zwischen den Disdiaklasten findet sich noch von der ursprünglichen Protoplasmamasse, die das Licht schwächer und nicht doppelt bricht. Diese Masse pflegt namentlich um die Kerne dichtere Anhäufungen zu bilden, weshalb man die letzteren samt ihrer Protoplasmaumhüllung manchmal auch als Zellen aufgefasst hat*).

Zuweilen treiben die quergestreiften Muskelzellen verschiedene Ausläufer. Es ist eine solche Verästelung der Muskelfasern namentlich an der Zunge und im Herzen beobachtet.

Manchfache Uebergänge zwischen glatten und quergestreiften Muskeln findet man bei Würmern, Mollusken und Strahlthieren. Bei den meisten dieser Thiere bestehen die Muskeln der Körperbewegung aus glatten Muskelzellen oder aus Muskelzellen, deren Längenwachsthum geringer, und deren Querstreifung undeutlicher ist.

In dieselbe Kategorie mit dem Muskelgewebe muss das Gewebe der Linsensubstanz gestellt werden. Die Hauptmasse der Krystalllinse besteht aus bandartigen Fasern, den Linsenfasern oder Linsenröhren, von durchsichtiger Beschaffenheit, mit einem Kern in der Mitte; an den peripherischen und weicheren Linsenfasern lässt sich eine dünne Umhüllungshaut unterscheiden, die centralen sind dagegen gleichmässig erhärtet.

Die Linsenfasern sind ihrer Entwicklung nach als verlängerte Zellen zu betrachten, denn die ganze Linse entsteht bei den meisten Thieren durch eine Wucherung der die Körperbedeckung bildenden Zellen nach innen. Bei denjenigen Thieren, bei welchen die Oberfläche der Haut keine Zellen trägt (wie bei den Arthropoden mit ihrem Chitinpanzer), oder bei welchen die Linse überhaupt sich nicht aus der äussern Haut entwickelt (wie bei den meisten Mollusken), ist auch die Linse nicht aus solchen zu Fasern verlängerten Zellen zusammengesetzt.

Aehnlich den Elementen der Linsensubstanz verhalten sich die Schmelzprismen, die Elemente des Zahnschmelzes. Sie haben zwar ihre Zellennatur gänzlich eingebüsst, indem auch in erweichten Prismen niemals mehr ein Kern sich nachweisen lässt; aber sie sind trotzdem höchst wahrscheinlich aus Epithelzellen, den Cylinderzellen des Schmelzorganes, hervorgegangen und haben also einen analogen Ursprung wie die Linsenfasern. Uebrigens liegt die Entwickelung des Schmelzgewebes noch fast ganz im Dunkeln.

2) Durch Verschmelzung von Zellen entstandene Gewebe. Es gehören hierher zwei Gewebe, bei deren Entwicklung die Bildungszellen sich verlängert haben und dann, nach Resorption ihrer Scheidewände, zu Fasern oder Röhren geworden sind. Diese zwei Gewebe sind das Nervengewebe und die Haargefässe.

Das Nervengewebe ist dadurch ausgezeichnet, dass in ihm ein-

*) Brücke, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, 1857. Rollet, ebendaselbst. Schulze, Archiv für Anatomie und Physiologie, 1861.

zelne Bildungszellen nicht bloss nach einer Richtung, sondern nach allen Richtungen gleichmässig wachsen und sich daher in Gestalt nahezu sphärischer Zellen zwischen den aus verschmolzenen Zellen entstandenen Fasern befinden. Das Nervengewebe hat daher zweierlei Elemente: Nervenzellen und Nervenfasern, und nur die letzteren gehören eigentlich in diese Classe der Gewebe, während die ersteren als selbstständig gebliebene Zellen betrachtet werden können. Doch sind die Nervenzellen in continuirlichem Zusammenhang mit den Nervenfasern, die letzteren sind die Ausläufer der ersteren. Solcher Ausläufer, die zu Nervenfasern werden, kann jede Zelle einen, zwei oder noch mehrere besitzen.

Die Nervenzellen besitzen eine äusserst wechselnde Grösse (ungefähr von $^1/_{25}$ bis $^1/_{100}'''$), haben einen Kern, meist auch ein Kernkörperchen und einen zähflüssigen, theils homogenen, theils in zahlreiche Körnchen zerfallenden Inhalt. Eine Membran ist oft nicht vorhanden, wo sie existirt, da geht sie continuirlich in die Primitivscheide der Nervenröhren über. Die Nervenzellen sind die charakteristischen Elemente der Centralorgane. Sie bilden daher einen wesentlichen Bestandtheil des Gehirns, des Rückenmarks und der Ganglien.

Die Nervenfasern wechseln in ihrem Durchmesser zwischen $^1/_{10000}$ und $^1/_{100}'''$. Davon gehören die feinsten theils den Centralorganen theils dem sympathischen Nervensystem an. Auch unter den dickeren Fasern der Hirn- und Rückenmarksnerven finden sich aber noch Unterschiede: so haben namentlich die Empfindungsfasern einen etwas kleineren Durchmesser als die Bewegungsfasern. Die Bestandtheile der Nervenfaser sind: 1) die Primitivscheide, eine homogene, durchsichtige Haut aus elastischer Substanz, welche den dickflüssigen Inhalt der Nervenfaser umschliesst, 2) der Achsencylinder, ein im Centrum der Faser continuirlich verlaufender Faden, wesentlich aus Eiweisssubstanz bestehend, 3) das Nervenmark oder die Markscheide, der hauptsächlich die Nervenfette enthaltende Bestandtheil, der den Achsencylinder rings umgibt und von der Primitivscheide trennt. Von allen diesen Bestandtheilen ist der Achsencylinder der wesentlichste und niemals fehlende. Dagegen wird in den feinsten Nervenfasern allgemein die Markscheide vermisst, und man bezeichnet dieselben daher auch als marklose Nervenfasern; endlich kann an den letzten centralen und peripherischen Enden zuweilen auch die Primitivscheide fehlen. So lang der Nerv durch den Tod noch keine Veränderungen erfahren hat, besitzen die drei Bestandtheile der Nervenfaser ein vollkommen gleiches Lichtbrechungsvermögen und können daher optisch nicht von einander unterschieden werden. Nach dem Tode dagegen sondert sich die Marksubstanz deutlich sowohl von dem Achsencylinder als von der Primitivscheide, indem sie unregelmässig wulstförmige Massen bildet. Man nennt diese Erscheinung die Gerinnung des Markes; sie beruht sehr wahrscheinlich darauf, dass

ein Theil der während des Lebens flüssigen Fette des Markes nach dem Tod in einen festeren Zustand übergeht.

Man hat die Nervenzellen oder Ganglienzellen (wie sie von ihrem ersten Fundort, den Ganglien, genannt worden sind) je nach der Anzahl ihrer in Nervenfasern übergehenden Fortsätze als unipolare, bipolare und multipolare unterschieden und diesen früher noch apolare hinzugefügt; es ist aber wahrscheinlich, dass es Nervenzellen letzter Art, d. h. ohne alle Fortsätze, gar nicht gibt, zu ihrer Annahme kann eine leicht eintretende Verstümmelung der Zellen bei der Präparation Veranlassung geben.

Man trifft in den Nervenfasern im Allgemeinen keine Kerne als Reste der verschmolzenen zelligen Elemente. Bloss nahe dem peripherischen und centralen Ende des Nerven sind sie manchmal in den marklosen Fasern zu finden

Die Haargefässe bilden den einzigen Bereich des Gefässsystems, der aus einem gleichartigen, aus Zellen hervorgegangenen Gewebe besteht. Sie sind ganz ähnlich wie die Nervenfasern durch Längenwachsthum und Aneinanderreihung der Zellen unter Resorption ihrer Querscheidewände entstanden, unterscheiden sich aber von jenen wesentlich in zwei Punkten. Erstens haben die Bildungszellen der Haargefässe eine Neigung Ausläufer sprossen zu lassen, die dann mit einander verwachsen, so dass die Haargefässe immer zu einem in sich zusammenhängenden Netze werden, während die Bildungszellen der Nervenfasern nur nach einer Richtung wachsen und verschmelzen, daher jede einzelne Faser in ihrer ganzen Länge ungetheilt verläuft; eine Verzweigung und zuweilen sogar eine Anastomose kommt bei den Nervenfasern nur innerhalb der peripherischen Organe vor. Zweitens geht den Haargefässen dadurch, dass dieselben in das gesammte Gefässsystem eintreten, ein eigenthümlicher Inhalt verloren, das Protoplasma der Bildungszellen wird durch das circulirende Blut ersetzt, und von der ursprünglichen Zelle ist daher nur die Membran, d. h. die Wandung des Haargefässes, noch übrig. Dicht an dieser Wandung anhängend findet man zahlreiche Kerne, die aus der Vermehrung der ursprünglichen Zellenkerne (ähnlich den Kernen im quergestreiften Muskelgewebe) entstanden sind.

Ihrer Bildungsweise nach nehmen die elastischen Fasern und Fasernetze zwischen der ersten und zweiten Hauptgruppe der Gewebe eine Mittelstellung ein. Die elastische Faser entsteht nämlich durch das Auswachsen einer Zelle, und indem die Zellen mehrere Ausläufer treiben, die einander entgegenwachsen und mit einander verschmelzen, entsteht ein Fasernetz. Diese Elemente kommen aber nie anders als in Geweben der dritten Gruppe zerstreut vor, wesshalb wir sie zusammen mit diesen betrachten.

3) Gewebe, die durch Ausscheidungen der Zellen entstanden sind. Man kann diese Gewebe auch als Gewebe der Intercellularsubstanz bezeichnen, denn ihr Hauptbestandtheil wird durch die von den Zellen ausgeschiedene Intercellularsubstanz gebildet.

Es gehören hierher sämmtliche Gewebe der Bindesubstanz, unter welche man das eigentliche Bindegewebe, den Knochen und den Knorpel rechnet.

Das Bindegewebe vermittelt die Umhüllung und Verbindung aller Körperorgane. Es tritt in verschiedenen, namentlich in ihrer Cohäsion sehr differenten Formen auf, zeigt aber überall eine übereinstimmende Entwickelungsweise. Jedes Bindegewebe geht aus sphärischen, mit weichem Protoplasma und einem festeren Kern erfüllen und von einer sehr zarten Membran umhüllten Bildungszellen hervor. Diese Bildungszellen sondern eine anfangs homogene, später oft in Lamellen oder Fasern zerfallende Intercellularsubstanz ab, die an Masse immer mehr zunimmt und allmälig eine festere Consistenz bekommt.

Diejenige Form des Bindegewebes, welche diesem ursprünglichen Zustand am nächsten steht, bildet das Gallertgewebe oder Schleimgewebe. Dieses Gewebe, das bei einigen Wirbellosen, z. B. bei vielen Mollusken, einen grossen Theil der Leibessubstanz bildet, findet sich in den Wirbelthieren vorzüglich nur in deren embryonalem Zustand (Wharton'sche Sulze, subcutanes Gewebe). Es besteht aus einer weichen, fast zerfliesslichen Intercellularsubstanz, die zahlreiche Körnchen suspendirt enthält, und in welcher da und dort eckige Zellen mit anastomosirenden Ausläufern vorkommen.

Bei den Wirbelthieren entwickelt sich aus dem Gallertgewebe allgemein das fibrilläre Bindegewebe, so genannt von dem Zerfall der Intercellularsubstanz in feine Fasern oder Fibrillen. Diese Fibrillen sind meist zu grösseren bandartigen Streifen, den Bindegewebsbündeln vereinigt. In dem fibrillären Bindegewebe haben die Zellen noch mehr ihre Form verändert. Durch das Ueberhandnehmen der Grundsubstanz ist ihr ursprüngliches Lumen so weit geschwunden, dass es fast nur noch den Kern umfasst, dagegen senden sie vielfach Ausläufer, die manchmal anastomosiren und als elastische Fasern und Fasernetze ein feines Röhrensystem darstellen, in welchem die Ernährungsflüssigkeit des Gewebes circulirt. Manche Bindegewebszellen nehmen körniges Pigment auf und behalten dann einen grösseren Umfang, in anderen lagert sich Fett ab, sie dehnen sich dann sogar zu einem beträchtlicheren Umfang aus und erhalten eine kugelige oder ellipsoidische Form. Auch im fibrillären Bindegewebe zeigt die Intercellularsubstanz noch manchfache Unterschiede, als lockeres Bindegewebe bildet es eine lose Ausfüllungs- und Verbindungsmasse, als festes Bindegewebe ist es Hauptbestandtheil der Sehnen oder Bänder, und bildet die Grundlage der äusseren Haut, der serösen und Schleimhäute.

Das elastische Gewebe entsteht immer aus dem fibrillären Bindegewebe. Diese Entstehung geht entweder bloss von den Bindegewebszellen aus und betrifft dann nur einen kleinen Theil des Gewebes, oder sie geht von der Intercellularsubstanz aus und betrifft dann

das ganze Gewebe. Die Ausläufer der Bindegewebszellen wandeln sich immer in elastische Fasern um, und diese Elemente finden sich als Fasern und Netze zwischen den Bindegewebsbündeln zerstreut und dieselben umspinnend. Die Umwandlung der Intercellularsubstanz in elastisches Gewebe findet sich sehr allgemein an den Grenzschichten des Bindegewebes. So haben die äussersten unter dem Epithel liegenden Schichten der Haut, der serösen und Schleimhäute, die so genannten Glashäute der Histologen, eine derartige Umwandlung erfahren. In den elastischen Bändern, die immer noch nebenbei Bindegewebe enthalten, sind einzelne Platten der Grundsubstanz in elastisches Gewebe umgewandelt.

Diesen verschiedenen Stufen, welche das Bindegewebe, insbesondere die Intercellularsubstanz desselben, durchläuft, entspricht eine bestimmte chemische Metamorphose. Das Gallertgewebe besteht nämlich aus einem halbflüssigen Eiweisskörper, das Bindegewebe aus leimgebender und das elastische Gewebe aus elastischer Substanz. Vergl. §. 11.

Man war früher der Ansicht, dass das Bindegewebe von Anfang an aus Fibrillen bestehe, von denen man glaubte, dass sie, ähnlich wie die elastischen Fasern, aus Zellen hervorgehen. Reichert hat zuerst nachgewiesen, dass die Grundsubstanz des Bindegewebes ursprünglich immer homogen ist, und dass dieselbe auch später nicht eigentlich in getrennte Fibrillen zerfällt, sondern dass der Schein solcher Fibrillen nur durch eine Streifung der Grundsubstanz entsteht. Reichert war der Ansicht, dass diese Streifung in einer erst bei der Präparation entstehenden Faltenbildung ihren Grund habe, dass sie also Kunstproduct sei. Die meist sehr grosse Regelmässigkeit der Streifung aber und der Umstand, dass man dieselbe auch auf Querschnitten der Gewebe erkennen kann, scheint die Annahme, dass sie von einem natürlichen Zerfall des ursprünglichen Gewebes herrührt, wahrscheinlicher zu machen*).

Das Knochengewebe ist morphologisch dem Bindegewebe am nächsten verwandt. Die Zellen mit ihren Ausläufern werden hier als Knochenhöhlen und Knochenkanälchen bezeichnet, sie haben, ähnlich den Bindegewebszellen und ihren Ausläufern, die Function eines feinsten Gefässsystems, in welchem der Ernährungssaft circulirt. In die Intercellularsubstanz lagert sich eine grosse Menge von anorganischen Verbindungen, namentlich von phosphorsaurem und kohlensaurem Kalk ab, die dem Gewebe seine grosse Festigkeit geben. Das feine Röhrensystem, das die Knochenhöhlen und Knochenkanälchen bilden, communicirt theils mit den Blutgefässen, welche das die Oberfläche des Knochens überziehende Bindegewebe (das Periost) enthält, theils mit den Blutgefässen, welche die Knochensubstanz selbst in grösseren dieselbe durchziehenden Kanälen, den Havers'schen Kanälen, enthält. Die harte Intercellularsubstanz ist so geschichtet, dass die Lamellen, in welche

*) Reichert, vergleichende Beobachtungen über das Bindegewebe und die verwandten Gebilde. Dorpat 1845.

sie zerfällt, theils der Oberfläche des Knochens parallel verlaufen, theils ringförmig die Havers'schen Kanäle umgeben.

Das Knochengewebe entsteht immer entweder durch Metamorphose des Bindegewebes oder des Knorpels. Das Bindegewebe geht in Knochengewebe über, indem sich die Bindegewebszellen direct in Knochenzellen umwandeln und die Intercellularsubstanz durch Ablagerung von Kalksalzen erhärtet. Ueber die Umwandlung des Knorpels in Knochen siehe unten.

Das Knorpelgewebe steht in Bezug auf seine Festigkeit in der Mitte zwischen Bindegewebe und Knochen. Morphologisch ist es dadurch charakterisirt, dass in ihm nur eine sparsame Intercellularsubstanz gebildet worden ist; dass dagegen die Zellen eine ansehnliche Grösse behalten und sehr häufig einen Vermehrungsprocess erfahren haben, so dass innerhalb einer grösseren Zelle eine Anzahl kleinerer eingeschlossen ist. Die Knorpelzellen zeigen ferner, sobald die Bildung von Intercellularsubstanz aufhört, eine Neigung zur Verdickung ihrer Membranen, indem sich Schichten aussen auf dieselben ablagern. Die Intercellularsubstanz ist bald homogen (hyaliner Knorpel), bald hat sie sich zu elastischen Fasernetzen verdichtet (Faserknorpel); dieser histologischen Umänderung entspricht eine chemische Metamorphose, ähnlich derjenigen, die das Bindegewebe bei seinem Uebergang in elastisches Gewebe erfährt, indem gleichzeitig die chondringebende Substanz an Menge bedeutend abnimmt und an ihrer Stelle elastische Substanz auftritt.

Man kann die früh eintretende Verdickung der Zellenmembran beim Knorpel als die Ursache der spärlich bleibenden Intercellularsubstanz und der beim endogenen Vermehrungsprocesse stehen bleibenden Lebensthätigkeit der Zellen selbst betrachten. Indem hier jenes feine Kanalsystem, das dem Bindegewebe wie dem Knochen eigen ist, fehlt, wird auch die Zufuhr der Ernährungsflüssigkeiten durch das Gefässsystem überflüssig: der Knorpel ist das einzige Gewebe der Bindesubstanz, das keine Gefässe besitzt.

Der Umwandlung des Knorpels in Knochensubstanz, die während der Entwicklung vielfach auftritt, geht stets ein eigenthümlicher Erweichungsprocess des Knorpels voran, während dessen die Knorpelzellen sich unter endogener Vermehrung bedeutend vergrössern. Dadurch verschmelzen Knorpelkapseln mit einander und bilden Markräume und Markwände, die in ihnen enthaltenen Knorpelzellen lagern sich theils nebst verknöchernder Grundmasse an der Innenwand des Markraumes an, werden von dieser Grundmasse zusammengedrängt, treiben gleichzeitig Ausläufer und werden so zu Knochenzellen, andere erfüllen sich mit Fett und bilden so die Fettzellen des Markes, oder sie werden zu Bindegewebszellen und bilden nebst weich bleibender Grundsubstanz das den Markkanal ausfüllende Bindegewebe, noch andere endlich verschmelzen der Länge nach mit einander und gehen, indem sie mit ausserhalb liegenden Gefässen oder Nerven in Verbindung treten, unter dem Einfluss dieser Verbindung entweder in Gefässe oder in Nerven über. So wird der gefäss- und nervenlose Knorpel zu gefäss- und nervenhaltigem Knochen. Der ganze Process der Ossification des Knorpels besteht wesentlich in einem Schwinden der erweichenden Grundsubstanz und in einem von den Knorpelzellen ausgehenden Neubildungsprocess. Das so entstan-

dene Knochengewebe ist daher auch nicht eigentlich ein aus dem Knorpel entstandenes Gewebe, sondern vielmehr ein an der Stelle des Knorpels entstandenes Gewebe *).

Unter die Gewebe der dritten Classe hat man zuweilen auch diejenigen Flüssigkeiten des Körpers gerechnet, welche organisirte Elemente enthalten, nämlich das Blut, die Lymphe und den Chylus. In der That verhalten sie sich den Geweben der Bindesubstanz insofern ähnlich, als auch sie aus Zellen und einer, in diesem Fall flüssigen, Intercellularsubstanz zusammengesetzt sind. Aber sie unterscheiden sich wesentlich dadurch, dass bei ihnen die Intercellularsubstanz kein Ausscheidungsproduct der Zellen ist. Insofern aber das Zusammengesetztsein oder Entstandensein aus Zellen ein charakterisches Merkmal aller Gewebe ist, kann man desshalb auch Blut, Lymphe und Chylus nicht als Gewebe betrachten, sondern bloss als Flüssigkeiten, in welchen organisirte Elemente enthalten sind.

§. 22. Die thierischen Organe.

Die Organe des thierischen Organismus werden immer durch eine Mehrheit von Geweben gebildet, und zwar treten, ähnlich wie es kein pflanzliches Organ ohne die beiden Formen des Pflanzengewebes gibt, so auch stets alle drei Formen thierischer Gewebe zur Bildung von Organen zusammen. Dabei ist jedoch immer eine Gewebsform die prävalirende, d. h. diejenige, durch welche die Hauptfunction des betreffenden Organs bestimmt wird, während die beiden andern Gewebe nur zu Nebenfunctionen oder Hülfsfunctionen in Beziehung stehen. Wir können hiernach die sämmtlichen Organe des thierischen Organismus, den drei Formen der Gewebe entsprechend, in drei Gruppen sondern:

1) Organe, deren Hauptfunction durch Gewebe der ersten Form (durch Zellengewebe ohne Intercellularsubstanz) bestimmt ist. Hierher gehören:

a) die Drüsen, die ausser dem eigentlichen Drüsengewebe immer noch Bindegewebe sowie Gefässe und Nerven enthalten. Zu den Drüsen können wir auch die äussere Haut und die Schleimhäute, ja selbst die serösen Häute rechnen: sie sind nur flächenhaft ausgebreitete Absonderungsorgane, das wesentliche Gewebe aller dieser Häute ist das Epithel, und es erklärt sich so die nahe Verwandtschaft der Drüsenzellen und der Epithelzellen. Die Drüsen bilden den Mittelpunkt für die Organe der Verdauung, der Absonderung und der Fortpflanzung. Sehr häufig bilden sich als Ausscheidungsproducte der Zellen glashelle Membranen, die dann wesentlich die Form der Drüse bestimmen, und die man desshalb als eigenthümliche Drüsenhäute (membranae propriae) bezeichnet.

*) H. Müller, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 9.

So entstehen die Formen der balg-, trauben- und schlauchförmigen Drüsen. Die einzige Drüse, in welcher solche Ausscheidungsproducte zwar ursprünglich vorhanden sind aber bald gänzlich verschwinden, ist die Leber. Auch die Epithelien scheiden häufig glashelle Membranen auf ihrer Oberfläche ab.

b) Die Muskeln, deren Hauptgewebe die glatten oder die quergestreiften Muskelzellen (die Muskelprimitivbündel) sind, und die accessorisch ebenfalls Bindegewebe, Gefässe und Nerven enthalten.

2) Organe, deren Hauptfunction durch Gewebe der zweiten Form (durch Gewebe aus zu Röhren verschmolzenen Zellen) bestimmt ist. Hierher gehören:

a) Die zusammengesetzten Gefässe (Arterien, Venen und Lymphgefässe). Während die Haargefässe als ein einfaches Gewebe zu betrachten sind, das durch Verschmelzung der elastischen Zellenmembranen in der Längsrichtung entstanden ist, wird bei den Gefässen nur die innerste elastische Haut auf diese Weise gebildet. Es entstehen so die ganzen Gefässe lediglich durch Metamorphose von Haargefässen, indem an die letzteren aussen Schichten von Bindegewebe, elastischem Gewebe und von glatter Muskelsubstanz sich anlegen, zugleich aber bleiben in allen grössern Gefässen auf der Innenfläche jener elastischen innern Gefässhaut Epithelzellen liegen. Diese Epithelzellen sind wahrscheinlich innerhalb jener ursprünglich in die Länge wachsenden und verschmelzenden Zellen, welche die innerste Gefässhaut bilden, durch endogene Vermehrung entstanden: ein Theil dieser endogen gebildeten Zellen ging unmittelbar in Blutzellen über, ein anderer bildete das erwähnte Epithel. Die aussen aufgelagerten Membranen zerfallen dann in zwei Schichten: in die mittlere Gefässhaut, die vorwiegend aus Muskelzellen, theils von transversaler, theils von longitudinaler Richtung besteht, und in die äussere Gefässhaut, die aus Bindegewebe und elastischen Fasernetzen zusammengesetzt ist. Beide Schichten sind je nach der Grösse der Gefässe von sehr verschiedener Dicke. Als das wesentlichste unter den die Gefässhäute zusammensetzenden Geweben müssen wir aber offenbar nach der Bildungsgeschichte die innerste elastische Gefässhaut betrachten, zu der die andern nur als secundäre Auflagerungen hinzukommen. Das Drüsengewebe geht zwar nicht in die Zusammensetzung der Gefässe selbst ein, aber es ist in Gestalt besonderer Organe in das Gefässsystem eingeschoben; so bilden die Lymphdrüsen einen wesentlichen Theil des Lymphgefässsystems, die Blutgefässdrüsen (Milz, Thymus, Schilddrüse, Nebennieren) einen wesentlichen Theil des Blutgefässsystems.

Darauf dass die Innenwand der grössern Gefässe nach Analogie der Haargefässe sich bilde ist man erst neuerdings aufmerksam geworden. Nur für das Herz und die grössten Gefässe, die nicht in andern Geweben dicht eingebettet liegen, lässt sich bis jetzt diese Bildungsweise nicht nachweisen. Hier sind viel-

mehr vom Anfang an gleichförmige Zellenanhäufungen zu sehen, von denen die innersten Partieen zu Blutzellen werden, während die äussern sich in die verschiedenen Schichten der Gefässhaut metamorphosiren *).

b) Die Organe des Nervensystems. Das wesentliche Gewebe dieser Organe sind die Nervenfasern oder Nervenröhren, die, wie früher geschildert, durch Längsverwachsung von Zellen entstanden sind. Die Nervenzellen lassen sich als in die Continuität der Nervenröhren eingeschlossene unverändert gebliebene Zellen betrachten. Ausserdem gehen Bindegewebe und Gefässe in die Zusammensetzung der sämmtlichen Organe des Nervensystems ein. Das erstere namentlich bildet nicht nur die Hüllen der peripherischen Nerven und der Centralorgane, sondern es bildet auch für die Centralorgane selbst eine Grundsubstanz, in welcher die eigentlich nervösen Elemente eingebettet liegen. Als ein integrirender Bestandtheil des Nervensystems sind die Sinnesorgane zu betrachten. Neben Bindegewebe und Gefässen treten bei diesen noch eigenthümliche Epithelformen (die Riechzellen, die Zähnchen des Corti'schen Organs, die Stäbchen und Zapfen der Retina) als Hülfsgewebe auf.

3) Organe, deren Hauptfunction durch Gewebe der dritten Form (durch Bindesubstanzgewebe) bestimmt ist. Die einzigen hierher gehörigen Organe sind die einzelnen Theile des knöchernen Scelettes. Diejenige Form der Bindesubstanz, die hier hauptsächlich in Betracht kommt, ist der Knochen, der wesentlich durch seine Festigkeit die Function der Sceletttheile ermöglicht. Als secundäre Gewebe kommen dazu aber in jedem Sceletttheil theils die übrigen Bindesubstanzgewebe, Knorpel und Bindegewebe, theils die Gewebe der zweiten Form, Gefässe und Nerven.

Mit dem Scelett innig verbundene Organe sind die Zähne, deren tiefste Substanzlage, das Cement, mit der Knochensubstanz übereinstimmt, während ihr Hauptgewebe, das Zahnbein, sich als eine eigenthümliche, sehr erhärtete Form von Knochengewebe betrachten lässt. Dazu kommt aber dann als eine fremdartige Auflagerung der Schmelz mit dem Schmelzoberhäutchen, der nicht wie Cement und Zahnbein unter die Bindesubstanzgewebe zu rechnen ist, sondern unter die Gewebe der ersten Form wahrscheinlich gezählt werden muss.

Denjenigen Complex mehr oder minder gleichartiger Organe, der zu einer complicirten Function zusammentritt, bezeichnet man als ein System. Die Systeme, die sich im Thierkörper unterscheiden lassen, sind folgende: 1) das Eingeweidesystem (das man auch als Drüsensystem bezeichnen könnte), 2) das Muskelsystem, 3) das Gefässsystem, 4) das Nervensystem, 5) das Knochensystem.

Es sind dies im Ganzen diejenigen Systeme, welche die beschrei-

*) Billroth, Untersuchungen über die Entwicklung der Blutgefässe, Berlin 1856. Kölliker, Gewebelehre, 3. Aufl. S. 606.

bende Anatomie unterscheidet. Davon begreift das Eingeweide- und Muskelsystem in sich die Organe der ersten Gruppe, das Gefäss- und Nervensystem die Organe der zweiten Gruppe, endlich das Knochensystem die Organe der dritten Gruppe.

4. Allgemeine Eigenschaften der organischen Gewebe.

§. 23. Aggregatzustand der organischen Gewebe.

Alle organischen Gewebe sind theils unmittelbar aus Zellen zusammengesetzt theils aus Umwandlungsproducten und Ausscheidungen der Zellen hervorgegangen. Von dieser ihrer Structur sind die physikalischen Eigenschaften der Gewebe wesentlich abhängig. Der Hauptbestandtheil der Zelle ist in ihre früheren Bildungszeit das Protoplasma. Das Protoplasma ist eine Substanz, die weder vollkommen fest noch flüssig genannt werden kann, sie ist weich, leicht jeder Gestaltänderung fähig, dabei aber bis zu einem gewissen Grade elastisch und daher nach jeder Formänderung, die eine äussere Kraft bewirkt, geneigt wieder in ihre ursprüngliche Form zurückzukehren. Doch herrschen in dem Grad ihrer Consistenz noch ziemlich grosse Abstufungen: bald ist das Protoplasma ein halbflüssiger Brei, bald eine zähe, schwer seine Form verändernde Masse.

Alle Pflanzen- und Thiergewebe bestehen in einer frühen Zeit der Entwicklung aus dicht an einander gereihten Zellen. Die Gewebe selbst haben daher ganz die Eigenschaften jenes Hauptbestandtheils der jugendlichen Zelle, des Protoplasmas, sie sind äusserst weich, von einer halbflüssigen oder breiähnlichen Consistenz.

Die pflanzlichen Gewebe überschreiten sehr schnell diese Stufe, indem in kürzester Zeit die Cellulosemembran entsteht, die sich fortan verdickt und dadurch für das ganze Gewebe ein starres Gerüste bildet, in welchem die flüssigeren Theile durch solide Wandungen von einander getrennt sind.

Weit länger verbleiben die thierischen Gewebe in einem jener ersten Bildungsstufe sich nähernden Zustand. Im Anfang der embryonalen Entwicklung unterscheidet sich die Anlage aller Gewebe wenig von einer Flüssigkeit. Die spätere Verdichtung der thierischen Gewebe geschieht durch einen ganz andern Process als die Verdichtung der pflanzlichen Gewebe. Während nämlich hier der Verdichtungsprocess bloss in der Entstehung und Verdickung der Zellenwandungen besteht, wobei der Zelleninhalt oft sogar eine flüssigere Consistenz annimmt als vorher, betrifft der Verdichtungsprocess dort theils die Zellenmembran, theils den Zelleninhalt, theils die Intercellularsubstanz, und die Verdichtung des Inhaltes und der Intercellularsubstanz ist sogar von weit grösserer Bedeutung als die Verdichtung der Membran.

Die in §. 21 aufgezählten Gewebe des Thierkörpers unterscheiden sich nach den Gruppen, in die wir sie classificiren, auch rücksichtlich des Bestandtheils der Zelle, der vorwiegend von der Verdichtung betroffen wird.

1) Bei den aus der blossen Aneinanderreihung der Zellen hervorgegangenen Geweben (Epithelial-, Drüsen und Muskelgewebe) betrifft die Verdichtung wesentlich den Zelleninhalt.

2) Bei den aus der Verschmelzung der Zellen zu Röhren entstandenen Geweben (Nerven- und Capillargewebe) betrifft die Verdichtung die Zellenmembran.

3) Bei den durch Ausscheidungsproducte der Zellen gebildeten Geweben (Bindesubstanzgeweben) betrifft die Verdichtung hauptsächlich die Intercellularsubstanz.

Wie die thierische Zelle in Bezug auf ihre Zusammensetzung minder tiefgreifende Metamorphosen erfährt als die Pflanzenzelle, so erhalten sich auch die thierischen Gewebe meistens jene weichere Consistenz, die einer früheren Bildungsstufe entspricht. In den pflanzlichen Geweben wird die Verschiedenheit der Consistenz hauptsächlich durch die Dicke der Cellulosemembran bestimmt, mit der sich die Zellen und Gefässe umgeben. Das Mark, dessen Zellmembranen wenig oder gar keine Verdickungsschichten besitzen, ist daher von der weichsten Beschaffenheit, ebenso sind die Blattgebilde, die aus jüngeren Zellen und Gefässen zusammengesetzt sind, von geringerer Festigkeit als die Rinde der Achsenorgane. Die letztere wird aber wieder übertroffen durch das Holz, dessen Elemente die dicksten Celluloseschichten besitzen.

Unter den thierischen Geweben der ersten Gruppe erreicht das Epithelialgewebe der äusseren Haut durch die Verhornung des Zelleninhaltes eine sehr beträchtliche Festigkeit, während in den Epithelzellen der Schleimhäute und in den Drüsenzellen, ebenso in den Muskelzellen der Inhalt und daher auch das ganze Gewebe eine weichere Beschaffenheit behält. Bei den Geweben der zweiten Gruppe, den Nervenfasern und Haargefässen, ist der Inhalt vollkommen flüssig und läuft daher aus, sobald die Continuität der Membran unterbrochen wird, diese aber bekommt hier einen hohen Grad der Festigkeit. Ganz den Gefässen analog verhalten sich die elastischen Fasern, auch sie sind Röhren mit flüssigem Inhalt und einer festen Umhüllung, nur ist an ihnen das Lumen der Röhre von verschwindender Kleinheit. Bei den Geweben der dritten Gruppe endlich ist die Consistenz ganz und gar abhängig von der Intercellularsubstanz. Diese hat alle Grade der Festigkeit von der beinahe zerfliesslichen Masse des Gallertgewebes an bis zur Dichtigkeit der Knochensubstanz.

Die physikalische Beschaffenheit der Pflanzen- und Thiergewebe nähert sich nur an ihren äussersten Grenzen der physikalischen Beschaffenheit sonstiger Körper. An der einen Grenze ist das Gewebe nur eine consistente Flüssigkeit, an der andern Grenze ist es ein fester Körper von der Dichte eines Minerals: aber zwischen diesen Extremen liegt eine Reihe von Zuständen, auf welche die den anorganischen Körpern angepassten Bezeichnungen der Aggregatzustände nicht passen wollen, und gerade diese Gewebe, die zwischen dem festen und flüssigen

Zustand die Mitte halten, sind für die eigenthümlichen Functionen der Organismen von besonderer Wichtigkeit. In der unorganischen Natur kommt nur entweder der flüssige oder der feste Aggregatzustand vor, oder es findet sich Flüssigkeit in den Poren eines festen Körpers eingeschlossen, aber niemals hat hier die ganze Masse eines Körpers jene gleichmässige Beschaffenheit, die weder fest noch flüssig genannt werden kann. Wir müssen desshalb für die organischen Gewebe einen besonderen Aggregatzustand, der nur ihnen eigen ist, und der nur in seinen Grenzen in die beiden Aggregatzustände der unorganischen Körper übergeht, aufstellen, wir können denselben als den fest-flüssigen Aggregatzustand bezeichnen.

Es ist dieser den organischen Geweben eigenthümliche Aggregatzustand nicht allein in dem Wassergehalt begründet, sondern auch in der besonderen Art, wie das Wasser in den Geweben enthalten ist. Auch die festen unorganischen Körper sind zuweilen reich an Wasser: aber es ist dann das Wasser entweder chemisch gebunden (als sogenanntes Hydrat- und Krystallwasser) und bildet mit der Substanz des Körpers eine feste Verbindung, oder das Wasser ist in Poren, in Substanzlücken des Körpers enthalten. Der Aggregatzustand der organischen Gewebe hält zwischen diesen beiden Fällen die Mitte. Das Wasser ist nicht chemisch an die Gewebe gebunden, eben so wenig wie an die Substanz der porösen Körper. Aber die Wasserentziehung hat auf das Gewebe einen weit intensiveren Einfluss als auf den porösen Körper. Der Aggregatzustand des letzteren wird nämlich nicht durch den Wassergehalt und daher auch nicht durch die Wasserentziehung geändert, das Gewebe aber geht, wenn es seines Wassers beraubt wird, aus dem fest-flüssigen in den festen Zustand über. Es erklärt sich dies daraus, dass in den Geweben das Wasser zwar wie in den porösen Körpern in den Zwischenräumen der festen Theile enthalten ist, dass aber diese wassererfüllten Zwischenräume in dem porösen Körper grössere Substanzlücken zwischen zusammenhängenden Molecülen fester Masse darstellen, während in dem Gewebe das Wasser wahrscheinlich in die äusserst feinen Zwischenräume zwischen die einzelnen Molecüle selbst eindringt. Die Gewebe sind daher im Allgemeinen nicht porös, oder wo sich Poren finden, da sind diese wenigstens ohne Einfluss auf die specifische physikalische Eigenthümlichkeit der Gewebe. Das Gewebe lässt sich somit definiren als ein Körper, dessen Molecularzwischenräume von tropfbarer Flüssigkeit erfüllt sind.

Die nächste Aehnlichkeit mit der physikalischen Beschaffenheit des Gewebes hat z. B. ein mit Wasser durchkneteter Thon. Aber es ist hier der grosse Unterschied von dem organischen Gewebe, dass der Thonbrei aus einer Anzahl getrennter Körnchen besteht, zwischen welche sich das Wasser imbibirt, dass er also gar nicht ein einziger Körper ist, sondern aus einer Anzahl sehr kleiner Körper zusammengesetzt wird, die in Wasser suspendirt sind. Wenn aber der

Thon eintrocknet, so backt er zu einem wirklichen Körper zusammen, es legen dann die einzelnen Körnchen so dicht an einander sich an, dass sie in festem Zusammenhang bleiben. Doch dieser Zusammenhang kann immer leicht wieder gelöst werden: sobald man Wasser eindringen lässt, werden die Körnchen von einander gerissen, und das Ganze geht wieder in einen im Wasser suspendirten Staub über. In dem organischen Gewebe hingegen kann das eindringende Wasser die Molecularzwischenräume niemals so ins Unbegrenzte erweitern, sondern das Gewebe behält immer noch eine Beschaffenheit, bei welcher die Anziehungskräfte der einzelnen Molecüle auf einander merklich wirksam sind.

Der Beweis dafür, dass die Gewebe im Allgemeinen nicht poröse Körper, sondern Körper mit wassererfüllten Molecularzwischenräumen sind, liegt hauptsächlich in deren physikalischen Eigenschaften, namentlich in ihrer im Verhältniss zu dem Wassergehalt meist sehr grossen Cohäsion und sehr vollkommenen Elasticität. Als einen minder triftigen Beweis kann man anführen, dass eine Porenerfüllung, wie sie der Wassergehalt vorauszusetzen nöthig machte, selbst bei den stärksten mikroskopischen Vergrösserungen nicht entdeckt werden kann.

Die Molecularzwischenräume, die vom Wasser erfüllt werden, haben natürlich eine sehr verschiedene Grösse. Hiernach erklärt sich die so äusserst verschiedene Festigkeit und Consistenz der Gewebe.

Die organischen Gewebe haben in ihrer physikalischen Natur eine gewisse Verwandtschaft mit den Lösungen. Auch in einer Salzlösung befindet sich das Wasser in den Zwischenräumen der Salzmolecüle. Die Lösung verhält sich aber darin wesentlich verschieden, dass sobald einmal hier die Cohäsion der festen Molecüle überwunden ist, ins Unbegrenzte weiteres Wasser aufgenommen werden kann. Die Lösung besteht in einer Verflüssigung fester Theile, die Wasseraufnahme thierischer Gewebe in einem Binden von Wasser an feste Theile.

§. 24. Quellungsfähigkeit und specifisches Gewicht.

Man bezeichnet die Eigenschaft der organischen Gewebe Wasser in die Zwischenräume ihrer Molecüle aufzunehmen als die Fähigkeit der Imbibition oder Quellung. Jedes Gewebe hat ein Imbibitionsmaximum, d. h. es giebt eine Grenze, von wo an das Gewebe kein Wasserr meh aufnimmt. Die Quellungsfähigkeit verändert sich, wenn das Wasser feste Theile aufgelöst enthält. Es nimmt dann, vorausgesetzt dass die aufgelösten Stoffe nicht chemisch verändernd auf das Gewebe einwirken, das Imbibitionsmaximum allgemein mit dem Concentrationsgrad der Lösung ab. Damit hängt zusammen, dass die Gewebe das imbibirte Wasser inniger festhalten als die in dem Wasser gelösten Salze. Wenn man daher ein von einer Lösung imbibirtes Gewebe auspresst, so ist die zuerst ausgepresste Flüssigkeit, wie Ludwig nachgewiesen hat, concentrirter als die zuletzt und mit grösserer Gewalt ausgepresste Flüssigkeit. Die organischen Gewebe sind immer mit Lösungen theils unorganischer Salze theils organischer Stoffe imbibirt. Niemals aber wird dabei das für die betreffende Lösung mögliche Imbibitionsmaximum erreicht. Das Gewebe kann also von der es erfüllenden Lösung immer noch mehr aufnehmen,

als es schon enthält, und wenn man das Gewebe in Wasser legt, so wird seine Quellungsfähigkeit noch weiter gesteigert.

Als Quellungsverhältniss bezeichnet man diejenige Gewichtsmenge, welche von der Gewichtseinheit des imbibitionsfähigen Körpers im Maximum aufgenommen werden kann. Das Quellungsverhältniss verändert sich mit der Beschaffenheit des quellenden Gewebes, der Flüssigkeit und der Temperatur. Im Allgemeinen nimmt dasselbe ab mit der Concentration der Flüssigkeit und nimmt zu mit der Temperatur.

Liebig hat die Imbibition der trockenen Harnblase vom Ochsen in Wasser und in Kochsalzlösung verschiedener Concentration untersucht und folgendes gefunden:

100 Theile Harnblase imbibiren 310 Theile Wasser
„ „ „ „ 288 „ Kochsalzlösung von 9 pCt.
„ „ „ „ 235 „ „ „ 13,5 pCt.
„ „ „ „ 218 „ „ „ 18 pCt.

Nach Cloëtta bleibt, wenn man ein Gemenge von Kochsalz- und Glaubersalzlösung anwendet, das Quellungsverhältniss des Kochsalzes ziemlich unverändert, dasjenige des Glaubersalzes aber wird herabgedrückt.

Getrocknete Gewebe haben die Eigenschaft der Imbibition im höchsten Grade, sie sind hygroskopisch, d. h. sie imbibiren die Wasserdünste der Atmosphäre.

Viele organische Stoffe, die nicht selbst Gewebe sind, aber aus Zellen oder Geweben entstehen, wie Eiweiss, Gummi, Stärke, haben die Eigenschaft Wasser zu imbibiren. Auch die sogenannten Lösungen dieser Stoffe sind vermuthlich nicht wahre Lösungen, sondern bestehen aus den aufgequollenen kleinsten Theilchen dieser Substanzen, die dann im Ueberschuss des Wassers suspendirt sind. Graham hat alle diese Substanzen, die in ihrem Hydratzustand gallertig sind, sich aber in weiterem Wasser nur vertheilen, nicht lösen, als Colloidsubstanzen bezeichnet und sie den Krystalloidsubstanzen (den Krystallen der unorganischen Stoffe) gegenübergestellt *).

Da die Gewebe Wasser mit grösserer Intensität imbibiren als die in Wasser gelösten Salze, so ist die imbibirte Flüssigkeit immer weniger concentrirt als die zur Imbibition dargebotene, und zwar wird der Unterschied im Allgemeinen mit steigender Concentration der äussern Flüssigkeit grösser. Nach Cloëtta bleibt das Verhältniss der Dichtigkeiten beider Flüssigkeiten beim Kochsalz ziemlich constant, beim Glaubersalz nimmt es dagegen merklich ab mit wachsender Concentration **).

Vorzüglich wegen ihres Wasserreichthums ist das specifische Gewicht der organischen Gewebe ein sehr niedriges. Es erhöht sich daher bei der Eintrocknung. Auch das spezifische Gewicht der getrockneten organischen Gewebe ist niedriger als dasjenige der meisten Mineralien. Dies rührt davon her, dass die organischen Substanzen, welche das Gewebe zusammensetzen, schon an sich specifisch leicht sind. Die wichtigsten unter diesen Substanzen sind die Cellulose, die Eiweisskör-

*) Graham, Ann. der Chemie u. Pharmacie, Bd. 121.
**) Ludwig, Lehrb. der Physiologie, Bd. 1. Fick, med. Physik, Cap. 2.

per nebst ihren directen Abkömmlingen und die Fette. Von diesen Bestandtheilen sind die Fette leichter, die übrigen nur wenig schwerer als Wasser. So kommt es, dass unter allen thierischen Geweben das an Mineralbestandtheilen reichste, der Knochen, das höchste und das an Fetten reichste, die Nervensubstanz, das kleinste specifische Gewicht besitzt.

Die Angaben über die specifischen Gewichte der Gewebe sind noch sehr schwankend. Offenbar kommen namentlich Verschiedenheiten nach Alter und Individualität vor. Folgendes sind ziemlich zuverlässige Mittelzahlen für die wichtigsten Gewebe des menschlichen Körpers:

Knochen:	1,09	Arterie:	1,06
Elastisches Gewebe (Sehne):	1,12	Vene:	1,05
Muskel:	1,05	Nerv:	1,04.

§. 25. Cohäsion.

Auch die Cohäsion der organischen Gewebe ist im Allgemeinen eine geringere als diejenige unorganischer Körper. Unter den thierischen Geweben ist sie am höchsten für die Knochen, am kleinsten für die drüsigen Organe und das Gehirn. Beträchtlicher ist die Cohäsion der peripherischen Nerven. Sie rührt aber nicht eigentlich von den Nervenfasern sondern von deren bindegewebiger und elastischer Umhüllung (dem Neurilemma) her. Da die letztere relativ stärker wird, je mehr der Nerv sich verzweigt, so nimmt daher auch die Cohäsion mit der Verzweigung der Nerven zu: sie ist an den feinsten Haut- und Muskelnerven grösser als an den Nervenstämmen.

Die Cohäsion der Gewebe ist um so kleiner, je grösser ihr Wassergehalt. Mit der Austrocknung nimmt daher die Cohäsion beträchtlich zu, und die Reihenfolge, welche die Gewebe nach ihrer Cohäsion bilden, stimmt ungefähr überein mit der Reihenfolge, in welche sie nach ihrem Wassergehalt zu stellen sind. Sie ist folgende: Knochen, Sehnen, Nerven, Muskeln, Venen, Arterien, Darmhäute, Drüsen, Gehirn.

In einem früheren Bildungszustand der Gewebe ist, zusammenhängend mit dem grösseren Wasserreichthum, die Cohäsion derselben geringer als später, dagegen nimmt ebenso das alternde Gewebe fast immer wieder an Cohäsion ab, obgleich hier der Wassergehalt meist nicht vergrössert, sondern verringert wird. Diese Cohäsionsabnahme des Alters, die im Thierleibe namentlich die Knochen und Muskeln trifft, muss daher auf eine Veränderung der das Gewebe zusammensetzenden festen Substanzen bezogen werden.

Man misst die Cohäsion, d. h. die Eigenschaft eines Körpers einer äussern Gewalt, die ihn zu trennen strebt, Widerstand zu leisten, naturgemäss durch die Cohäsionsgrenze, d. h. durch diejenige Kraft, die gerade hinreichend ist, um den Körper zu zerreissen. Es ist nun aber die Gewichtskraft, deren man zum Zerreissen eines Körpers bedarf, um so grösser, je grösser der Querschnitt des Körpers ist. Man bezieht daher die Cohäsion, wo es sich um Vergleichung

verschiedener Körper handelt, immer auf eine bestimmte Einheit des Querschnitts. an nennt die Cohäsion dasjenige Gewicht in Kilogrammen, das, wenn es auf einen Körper von 1 Quadratmillimeter Querschnitt einwirkt, den Zusammenhang desselben aufhebt. Ein Körper, der in allen seinen Theilen die gleiche Cohäsion besässe, müsste, sobald jene Grenze erreicht wäre, in einen Staub von Atomen zerfallen. Da es aber keinen Körper giebt, der vollkommen homogen ist, so wird der Zusammenhang immer nur an einer Stelle getrennt.

Folgende Mittelzahlen ergeben sich für die Cohäsion der wichtigeren Gewebe aus den Messungen von Wertheim*):

Knochen:	7,76	Nerv:	0,93
Sehne:	6,94	Arterie:	0,16
Muskel:	0,054	Vene:	0,12.

Wie beträchtlich die Abnahme der Cohäsion mit dem Alter bei der Muskelkelsubstanz ist, ergiebt sich aus folgenden Zahlen:

Alter in Jahren	Cohäsion in Kilogr.
1	0,07
30	0,026
74	0,017.

Eine allmälige Abnahme erfährt die Cohäsion der Gewebe nach dem Tode in Folge der Fäulniss. Diese Abnahme macht sich bei den einzelnen Geweben in sehr verschiedener Zeit geltend. Am frühesten tritt sie bei der Muskelsubstanz (schon zwei Tage nach dem Tode) ein. Die oben angeführte Zahl (0,054) ist desshalb auch nicht dem Menschen sondern einem frisch geschlachteten Hunde entnommen.

§. 26. Elasticität.

Aehnlich der Cohäsion verhält sich die Elasticität der organischen Gewebe. Die feuchten Gewebe haben sämmtlich eine sehr kleine Elasticität, d. h. sie setzen äusseren formändernden Kräften nur einen geringen Widerstand entgegen. Die weichen wasserreichen Gewebe, wie das Gehirn, die Drüsen und fast alle Gewebe in einem früheren Bildungszustand, besitzen zugleich eine unvollkommene Elasticität, d. h. sie kehren, nachdem die äussern formändernden Kräfte aufgehört haben zu wirken, nicht mehr vollkommen zu ihrer frühern Form zurück. Die meisten ausgebildeten Gewebe dagegen, namentlich die Muskelsubstanz und das elastische Gewebe (das eben von dieser Eigenschaft seinen Namen trägt), sind sehr vollkommen elastisch, die formändernden Kräfte müssen schon bedeutend sein, um, wenn sie aufhören zu wirken, eine bleibende Formänderung zu hinterlassen.

---

*) Wertheim, annales de chimie et de physique, 3me série, t. XXI, 1847. Die obigen Zahlen sind die Mittelzahlen aus den einzelnen Messungen Wertheims, mit Ausnahme der Cohäsion der Arterie, über welche zwei Messungen vorliegen, deren eine, von der Femoralis eines 70jährigen Weibes (Cohäsion = 1,07), so beträchtlich abweicht, dass sie wahrscheinlich auf die im hohen Alter oft vorkommende pathologische Verknöcherung der Arterie bezogen werden muss.

Während man mit Cohäsion den Widerstand eines Körpers gegen seine Trennung bezeichnet, nennt man Elasticität seinen Widerstand gegen jede Formänderung. Die Grösse dieses Widerstandes misst man nach der Grösse der Formänderung, welche eine bestimmte äussere Kraft dem Körper zu geben vermag. Die Elasticität eines Körpers ist also gross, wenn beträchtliche Kräfte nöthig sind, um seine Form zu ändern, sie ist klein, wenn er schon durch geringe Kräfte eine bedeutende Formänderung erfährt. Davon verschieden ist die Vollkommenheit der Elasticität, unter welcher man das Streben eines Körpers seine ursprüngliche Form wieder herzustellen versteht. Die Elasticität des Bleis ist z. B. gross aber unvollkommen, die Elasticität des Kautschuk klein aber vollkommen.

Die Grösse der Elasticität lässt sich messen durch die Grösse des Gewichtes, das nöthig ist, um an einem Körper von bestimmter Länge und bestimmtem Querschnitt eine bestimmte Formänderung hervorzubringen. Man ist übereingekommen dasjenige Gewicht, welches einen Körper von 1 Quadratmillimeter Querschnitt und 1 Meter Länge um 1 Meter verlängern würde (vorausgesetzt dass eine so bedeutende Formänderung nicht die Cohäsionsgrenze überstiege) den Elasticitätscoëfficienten des Körpers zu nennen, und man setzt dabei voraus, dass die Formänderung stets proportional den Gewichten bleibe. Unter dieser Voraussetzung kann man aus einer einzigen Messung den Elasticitätscoëfficienten bestimmen. Man habe z. B. gefunden, dass ein Körper von 1 Meter Länge und 1 Quadratmillim. Querschnitt durch ein Gewicht von 1 Gramm um 1 Millim. verlängert wird, so würde derselbe Körper durch 1000 Gramme um 1 Meter verlängert werden, und 1000 wäre also der Elasticitätscoëfficient. Wir werden unten sehen, dass diese Voraussetzung nur für enge Grenzen der Formänderung richtig ist, was aber nicht hindert, dass die so gewonnenen Zahlen eben innerhalb dieser engen Grenzen als Vergleichungsmasse der Elasticität benützt werden.

Die Vollkommenheit der Elasticität pflegt man durch dasjenige Gewicht zu messen, welches gerade hinreicht, um an einem Körper von der angenommenen Einheit (1 Quadratmillim.) des Querschnitts eine bleibende Dehnung hervorzubringen. Man bezeichnet die diesem Gewichte entsprechende Formänderung als die Grenze der vollkommenen Elasticität. Hierbei zeigt sich jedoch, dass diese Grenze gar nicht sicher bestimmt werden kann, weil da, wo seither die Elasticitätsgrenze angenommen wurde, feinere Messungen auch immer noch eine kleine bleibende Dehnung nachweisen können. Es wäre daher zweckmässiger diejenige bleibende Dehnung, welche eine bestimmte Gewichtseinheit an einem Körper von der Einheit der Länge und der Einheit des Querschnitts bewirkt, zum Vollkommenheitsmass der Elasticität zu nehmen.

Grösse und Vollkommenheit der Elasticität stehen nach den Versuchen von Gerstner auch insofern in keinem Zusammenhang, als eingetretene bleibende Dehnungen ohne Einfluss auf den Elasticitätscoëfficienten sind.

Da man unter Elasticität überhaupt die Kraft des Widerstands gegen Formänderungen versteht, so kann man die Elasticität der Körper nicht bloss messen, indem man sie durch Gewichte dehnt, sondern auch indem man sie zusammendrückt oder in longitudinale oder transversale Schwingungen versetzt. Die Widerstände gegen Dehnung, Zusammendrückung oder gegen schwingungserregende Kräfte verhalten sich natürlich gleich. Je weniger ein Körper dehnbar ist, um so schwieriger lässt er sich auch zusammendrücken, und um so rascher vibrirt er, wenn man ihn in Schwingung versetzt, um seine Gleichgewichtslage.

Die starren, wasserarmen Pflanzen- und Thiergewebe, wie das Holz, die Knochensubstanz, die eine grosse Elasticität besitzen, verhalten sich dehnenden Gewichten gegenüber ebenso wie die starren unorganischen Körper: die Verlängerungen, welche sie durch die Gewichte erfahren, sind nämlich den Gewichten proportional. Wenn ein Gewicht von 10 Pfunden eine Verlängerung 1 hervorbringt, so geschieht durch ein Gewicht von 20 Pfunden eine Verlängerung 2, u. s. f. Die weichen Gewebe von kleiner, obgleich oft vollkommener Elasticität dagegen verhalten sich anders: bei ihnen sind die durch grosse Gewichte erzeugten Dehnungen verhältnissmässig geringer als diejenigen Dehnungen, die durch kleine Gewichte hervorgebracht werden. Wenn also ein Gewicht 10 hier eine Verlängerung 1 bedingt, so wird durch ein Gewicht 20 nicht eine Verlängerung 2 erzeugt, sondern z. B. nur $1^1/_4$, $1^1/_2$ oder sonst eine Zahl, die zwischen 1 und 2 liegt.

Die Ursache dieser Erscheinungen liegt allein in der grösseren Dehnbarkeit der weichen Gewebe, vermöge deren sie schon durch verhältnissmässig kleine Gewichte so grosse Dehnungen erfahren, wie sie bei den starren Körpern gar nicht möglich sind, weil bei diesen viel früher schon die Cohäsionsgrenze überschritten wird. Die Anwendung beträchtlicher Gewichtsunterschiede lässt jedoch auch bei den starren Körpern schon eine Abweichung von dem Gesetz der Proportionalität der Dehnungen mit den Gewichten erkennen, die nach derselben Richtung stattfindet wie bei den weichen Geweben.

Das Gesetz der elastischen Formänderungen lässt sich für alle Körper, die weichen organischen Gewebe mit eingeschlossen, folgendermassen darstellen. Man errichte auf horizontalen Abscissen, welche die formändernden Kräfte (die Gewichte) bedeuten, senkrechte Ordinaten, welche die ihnen entsprechenden Formänderungen ausdrücken: so werden innerhalb enger Grenzen der Dehnungen gleichen Abscissenzunahmen gleiche Ordinatenzunahmen entsprechen, innerhalb weiterer Grenzen aber werden die Ordinaten nicht mehr im gleichen Verhältniss mit den Abscissen, sondern langsamer wachsen. So weichen z. B. in der Curve A B die Ordinaten (die Dehnungen) von A bis a nicht merklich von der Proportionalität mit den Abscissen (den Gewichten) ab, dieses Stück der Curve nähert sich daher sehr einer geraden Linie. Betrachtet man aber ein grösseres Stück A b, so nehmen hier die späteren Ordinaten nicht mehr proportional sondern langsamer zu, die Curve wird daher gekrümmt und kehrt ihre Concavität gegen die Abscissenaxe. Der Unterschied zwichen den starren Körpern und den weichen Geweben besteht nun allein darin, dass wir bei jenen auch bei den stärksten Belastungen auf das kleine Stück A a ihrer Dehnungscurve beschränkt bleiben,

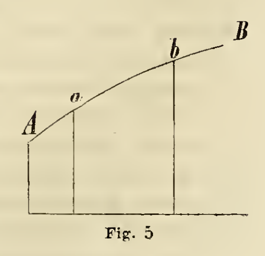


Fig. 5

während wir bei den letzteren schon durch kleine Belastungen diese Grenze überschreiten.

Während für engere Grenzen der Formänderung die Abhängigkeit der Dehnungen von den Gewichten durch eine gerade Linie dargestellt wird, stimmt dieselbe innerhalb weiterer Grenzen mit einer Hyperbel überein. Für die starren Körper genügt im Allgemeinen die gerade Linie, für die weichen Gewebe die Hyperbel. Wo die Formänderungen sehr bedeutend sind, genügt aber selbst die Hyperbel nicht mehr, sondern man muss eine Curve dritten, vierten Grades u. s. f. nehmen, um das Gesetz der Formänderungen auszudrücken.

Die organischen Gewebe zeigen, abgesehen von der bedeutenderen Formänderung, deren sie fähig sind, noch ein andres Phänomen, durch welches sie sich vor den unorganischen Körpern auszeichnen. Es besteht dies darin, dass sie, nachdem eine äussere Kraft momentan eine bestimmte Formänderung erzeugt hat, noch längere Zeit langsam in derselben Richtung ihre Form zu verändern fortfahren. Wenn man also ein Gewebe durch ein Gewicht gedehnt hat und nun das Gewicht an dem Gewebe hängen lässt, so erfährt das letztere eine nachträgliche Dehnung, die immer langsamer verläuft, die aber nach Tagen und selbst nach Wochen noch nicht völlig ihr Ende erreicht hat. Man bezeichnet diese nachträgliche Formänderung als elastische Nachwirkung. Auch dieses Phänomen kommt an jedem elastischen Körper vor: nur ist die Nachwirkung an den starren Körpern viel geringer und erreicht viel schneller ihr Ende als an den weichen Geweben. Wahrscheinlich ist auch diese Abweichung allein von der grösseren Dehnbarkeit der Gewebe abhängig *).

Da bei dem organischen Gewebe die Abweichung der Formänderungen von der Proportionalität mit den Gewichten wegen ihrer grösseren Dehnbarkeit weit mehr sich geltend macht, so hat natürlich bei ihnen auch der Elasticitätscoëfficient nur für sehr enge Grenzen der Belastungen Gültigkeit. Nichts desto weniger ist es wegen der Vergleichung verschiedener Gewebe in Bezug auf ihre Elasticitätsgrösse von Interesse denselben zu bestimmen. Die folgenden Zahlen geben die unter dieser Voraussetzung erhaltenen Elasticitätscoëfficienten einiger der wichtigeren Gewebe von der Belastung 0 aus

Knochen: 2264
Sehne: 1,6693 Muskel: 0,2734
Nerv: 1,0905 Arterie: 0,0726 **)

Jede dieser Zahlen bedeutet nach der oben gegebenen Definition dasjenige Gewicht in Kilogrammen, durch welches ein Gewebe von 1 Meter Länge und 1 Quadratmillim. Querschnitt um 1 Meter verlängert würde. Wie klein der Ela-

*) W. Weber, Poggendorff's Annalen, Bd. 20, 1836.

**) Der erste dieser Elasticitätscoëfficienten (für den Knochen) ist den Messungen Wertheims, die vier andern sind eigenen Messungen entnommen. Wertheim hat auch für diese und noch andere Gewebe den Elasticitätscoëfficienten bestimmt, aber unter Zugrundlegung des Dehnungsgesetzes der Hyperbel. Dies ist, wenn es auf eine Vergleichung mit den Elasticitätscoëfficienten anderer Körper ankommt, unstatthaft, denn die Annahme, dass der Körper durch ein dem Elasticitätscoëfficienten gleiches Gewicht seine Länge verdoppeln würde, ist für die starren Körper ebenso gut eine fingirte wie für die weichen Gewebe.

sticitätscoëfficient der Gewebe ist, fällt in die Augen, wenn man erwägt, dass derselbe z. B. für Gussstahl = 19881 gefunden wird.

Die eigenthümlichen Verschiedenheiten in den Elasticitätsverhältnissen der organischen Gewebe von den starren unorganischen Körpern wurden zuerst von Ed. Weber an der Muskelsubstanz entdeckt und dann von Wertheim an den übrigen Geweben nachgewiesen. Beide, sowie auch später noch Volkmann, hielten jedoch diese Verschiedenheit für eine specifische; sie glaubten, das Gesetz der Formänderungen werde für die starren unorganischen Körper allgemein durch eine gerade Linie, für die organischen Gewebe durch eine Hyperbel oder eine ähnliche Curve ausgedrückt. Dass diese Anschauung unrichtig ist, und dass die Abweichung in den Elasticitätserscheinungen der Gewebe nur auf ihrer grösseren Dehnbarkeit beruht, habe ich durch die Vergleichung der Grenzen des Proportionalgesetzes bei unorganischen und organischen Körpern nachgewiesen *).

§. 27. Optische Eigenschaften.

Die optischen Eigenschaften der Gewebe hängen mit ihren elastischen Eigenschaften innig zusammen. Die Elasticität der meisten organischen Gewebe wechselt nach den verschiedenen Richtungen. Wenn aber durch einen Körper, der verschiedene Elasticitätsrichtungen besitzt, ein Lichtstrahl hindurchtritt, so wird die Geschwindigkeit dieses Lichtstrahls nicht nach allen Richtungen in gleichem Grade verzögert, der Lichtstrahl wird also nicht in allen Richtungen gleich stark gebrochen, sondern es tritt statt der einfachen eine doppelte Brechung ein. Stets sind bei der doppelten Brechung die beiden gebrochenen Strahlen zugleich polarisirt, indem in jedem derselben die Aethertheilchen in einer Ebene schwingen, die von den Richtungen ungleicher Elasticität abhängig ist. Die doppelbrechenden organischen Gewebe scheinen fast alle einaxig zu sein, d. h. es ist in ihnen die Elasticität in einer Richtung verschieden von der Elasticität in den darauf senkrechten Richtungen, in diesen sämmtlich aber ist sie gleich.

Wenn man die Grösse der Elasticität eines solchen Körpers nach irgend einer Richtung sich durch eine Linie von bestimmter Grösse versinnlicht, so wird die Elasticität nach allen Richtungen durch ein Ellipsoid dargestellt, in welchem die Richtung der abweichenden Elasticität, je nachdem diese grösser oder kleiner ist als in den anderen Richtungen, die grosse oder kleine Axe bildet. Fig. 6 ist die so construirte Elasticitätsfläche für einen Körper der ersten Art, Fig. 7 für einen Körper der zweiten Art. In beiden sind alle in der nämlichen Ebene gelegenen und auf der Hauptaxe senkrechten Halbmesser, wie cd, ce einander gleich.

---

*) Ed. Weber, Muskelbewegung, Wagners Handwörterb. der Physiologie, Bd. 3, Abth. 2. Wertheim, a. a. O. Volkmann, Archiv für Anatomie und Physiologie, 1859. Wundt, die Lehre von der Muskelbewegung, Braunschweig 1858, und Zeitschr. für rat. Medicin, 3. R., Bd. 7.

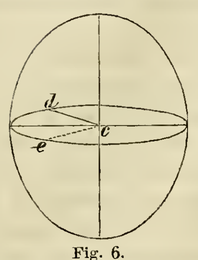


Fig. 6.

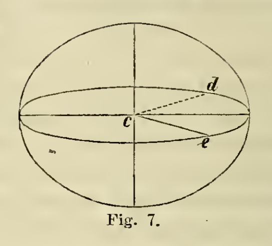


Fig. 7.

Da nun die Aetertheilchen in einem Lichtstrahl in einer zu diesem senkrechten Ebene schwingen, so kann jeder Strahl, der in der Hauptaxe oder in einer ihr parallelen Richtung durch den Körper hindurchtritt, nicht doppelt gebrochen werden, denn in allen auf der Hauptaxe senkrechten Richtungen hat der Aether die gleiche Elasticität. Wenn dagegen der Lichtstrahl in einer andern Richtung durch den Körper hindurchtritt, so können nur noch diejenigen Aethertheilchen, die in einer ganz bestimmten Richtung schwingen, gleiche Elasticität haben. Diese Richtung ist aber die auf der Hauptaxe senkrechte. Wenn Fig. 8 demnach ein Durchschnitt durch ein Elasticitätsellipsoid ist, der gleichzeitig die Hauptaxe ab und den Lichtstrahl fg enthält, so werden jene Schwingungen in einer Ebene erfolgen, die senkrecht auf diesem Durchschnitt (also auch in unserer Zeichnung senkrecht auf der Papierebene) steht, und die wir daher durch die Punkte in dem gebrochenen Strahl g l andeuten. Da aber in dem ursprünglichen Strahl die Schwingungen nach allen Richtungen, d. h. in allen möglichen Ebenen erfolgten, so kann nun diese eine Ebene auch nicht alle nach der Brechung vorhandenen Lichtschwingungen enthalten. Die Richtung der übrigbleibenden Lichtschwingungen ergiebt sich von selber, da hier die Bewegung nur in zwei Bewegungen in zu einander senkrechten Ebenen zerlegt werden kann. Ist nun die auf Fig. 8 senkrechte Ebene als eine Schwingungsebene festgestellt, so kann die dazu gehörende andere Schwingungsebene nur die Ebene der Fig. 8 selber sein. Der Strahl f g wird also hier in Folge der Brechung in zwei Strahlen gl und gm zerlegt. Die Elasticität in der Schwingungsebene des Strahls gl bleibt immer die nämliche, sie ist immer der Elasticität nach den Axen cd, ce des Ellipsoids gleich, es ist daher auch das Brechungsverhältniss dieses Strahls, ähnlich wie in den einfach brechenden Medien, ein constantes: aus diesem Grunde nennt man denselben den gewöhnlich gebrochenen Strahl. Dagegen hängt die Elasticität in der Schwingungsebene des Strahls gm ganz von der Richtung dieses Strahls ab, sie ist um so verschiedener von der Elasticität im Strahl gl, unter einem je grösseren Winkel zur Hauptaxe ab der einfallende Lichtstrahl auffällt, es ist daher das Brechungsverhältniss dieses Strahls ein veränderliches, und man nennt denselben aus diesem Grund den ungewöhnlich gebrochenen Strahl. Der gewöhnliche Strahl wird, wie in Fig. 8, schwächer abgelenkt als der ungewöhnliche, wenn das Elasticitätsellipsoid der Fig. 6 entspricht, d. h. wenn die Elasticität in der Richtung der Hauptaxe grösser ist als in allen andern Richtungen; der gewöhnliche Strahl wird umgekehrt stärker abgelenkt als der ungewöhnliche, wenn das Elasticitätsellipsoid der Fig. 7 entspricht, d. h. wenn die Elasticität in der Richtung der Hauptaxe kleiner ist, als in allen anderen Richtungen. Im ersten Falle nennt man einen Körper optisch negativ, im zweiten Falle nennt man ihn optisch positiv.

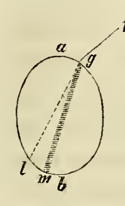


Fig. 8.

Ist die Elasticität eines Körpers nach drei zu einander senkrechten Richtungen verschieden, so kann seine Elasticitätsfläche durch ein dreiaxiges Ellipsoid dargestellt werden. Ein solches Ellipsoid hat zwei durch den Mittelpunkt gehende und zu einander symmetrisch gelegene Durchschnitte, die Kreise sind. Ein Strahl, der senkrecht auf den Mittelpunkt eines dieser Kreise gerichtet ist, geht ungebrochen durch den Körper hindurch. Ein solcher Körper hat also zwei optische Axen, die aber mit keiner der Elasticitätsaxen zusammenfallen. Einfach gebrochene Strahlen aber, wie es in den einaxigen Körpern alle diejenigen sind, die der Hauptaxe parallel laufen, giebt es in den zweiaxigen Körpern nicht. Die organischen Gewebe scheinen in Folge der Eintrocknung zuweilen eine zweiaxige Beschaffenheit anzunehmen.

Die Cellulosenwandung der Zellen und Gefässe der Pflanzen zeigt allgemein die Erscheinung der Doppelbrechung. Die optische Axe läuft in der Richtung des Radius der Zellen und Gefässe, und diese verhalten sich im Innern der Pflanze negativ, in den oberflächlichen Schichten positiv. Daraus folgt, dass die Elasticität der Zellenwandung erst gegen die Oberfläche der Pflanze hin in der radialen Richtung, in der sich die Verdickungsschichten auflagern, zum Uebergewicht kommt, während sie im Innern der Pflanze im Gegentheil in den tangentialen Richtungen grösser ist.

In den thierischen Geweben fällt die optische Axe durchweg mit einer Hauptrichtung des Gewebes zusammen. Im frischen Zustand ist die Doppelbrechung häufig nur schwach ausgeprägt, tritt dann aber deutlich bei der Eintrocknung hervor, so namentlich bei der Linse, dem elastischen und Bindegewebe. Fast alle thierischen Gewebe lassen sich als einaxig betrachten, d. h. ihre Elasticität ist in allen auf die Hauptaxe senkrechten Richtungen gleich, in dieser selbst aber grösser oder kleiner als in den übrigen Richtungen.

Sehr schwach doppelbrechend ist das Bindegewebe, namentlich in seinem jugendlichen Zustand; übrigens liegt seine optische Axe in der Längsrichtung der Fibrillen, und es ist in Bezug auf diese positiv. Ebenso verhält sich das stärker doppelbrechende elastische Gewebe. In dem Knorpel wird sowohl von der Grundsubstanz, als von den Knorpelkapseln das Licht doppelt gebrochen, doch ist noch nicht entschieden, ob der Knorpel zwei- oder einaxig ist. Auch der Knochen ist doppelt brechend, aber bei der verwickelten Anordnung seiner Lamellen ist es noch nicht möglich geworden, für seine optischen Verhältnisse ein allgemeines Gesetz anzugeben.

An den Nerven muss man die doppelbrechenden elastischen Bündel des Neurilemmas, deren Axe zur Axe des Nerven gewöhnlich schräg gestellt ist, und die gleichfalls doppelbrechende Inhaltsmasse des Nerven unterscheiden. Die letztere theilt sich in das Nervenmark und den Axencylinder, von denen das erstere stärker, der letztere schwächer doppelbrechend ist, und deren optische Axen beide mit der Längsaxe des Ner-

ven zusammenfallen. Das Nervenmark verhält sich negativ, der Axencylinder positiv in Bezug auf diese Axe.

In den quergestreiften Muskelfasern bilden die durch die Längs- und Querstreifen entstehenden Elemente stark doppelbrechende Körperchen, die mit ihrer optischen Axe nach der Längsrichtung orientirt sind und zu dieser sich positiv verhalten. Diese doppelbrechenden Elemente oder Disdiaklasten sind von einem spärlicher vorhandenen einfach brechenden, nach Manchen auch schwach doppelbrechenden Medium umgeben. Bei der Zusammenziehung ändern sich, so viel sich bis jetzt ermitteln liess, die optischen Verhältnisse der Muskelfasern nicht. Die glatten Muskelfasern verhalten sich ebenfalls positiv in Bezug auf ihre Längsaxe, zeigen aber keinen Wechsel von doppelbrechenden und einfachbrechenden Elementen.

Sehr stark doppelbrechend sind die Oberhautzellen, die Nägel und Haare. Viele unter diesen Geweben, namentlich die stark verhornten und vertrockneten sind zweiaxig. Die Krystalllinse, die im frischen Zustand nur sehr schwach doppelbrechend ist, erhöht ihre doppelbrechende Kraft, wenn sie sich getrübt hat, getrocknet oder mit Weingeist behandelt worden ist. Sie zeigt die Merkmale eines einaxig-negativen Körpers *).

Zur Untersuchung der organischen Gewebe auf ihre doppelbrechenden Eigenschaften wendet man allgemein Licht an, das bereits polarisirt ist. Namentlich wird zu diesem Zweck das Nicol'sche Prisma in Verbindung mit dem Mikroskop (das sogenannte Polarisationsmikroskop) benützt. Unter dem zu untersuchenden Object befindet sich ein Nicol'sches Prisma, das von den Strahlen gl und gm (Figur 8) nur den einen durchlässt; über dem Object (entweder zwischen Objectiv und Ocular oder über dem Ocular) befindet sich ein zweites Nicol'sches Prisma, das um die Axe des Mikroskops gedreht werden kann. Sieht man nun durch das Mikroskop, ohne dass ein Object sich unter demselben befindet, so sieht man hell, wenn beide Nicols die nämliche Stellung haben, denn lässt z. B. das untere Nicol den Strahl gl durch, so lässt das obere Nicol auch diesen Strahl durch. Man sieht aber dunkel, wenn das obere Nicol gegen das untere um 90° gedreht ist, denn nun lässt jenes den Strahl gl nicht hindurch, der Strahl gm, den es hindurchlassen würde, ist aber von dem untern Nicol bereits abgelenkt. Bringt man nun zwischen beide Nicols ein Object, welches das Licht nur einfach bricht, so wird hierdurch die Erscheinung nicht geändert. Bringt man hingegen ein Object zwischen die zwei Nicols, das selbst, wenn auch nur in schwachem Grad, doppelbrechend ist, so tritt folgendes ein. Wenn die Schwingungen des polarisirten Lichtstrahls so auf das zu analysirende Object treffen, dass sie in einer zur optischen Axe des Objects senkrechten Ebene erfolgen, vorausgesetzt,

---

*) Brücke, Denkschriften der Wiener Akademie, Bd. 15. W. Müller, Henles und Pfeufers Zeitschr. f. rat. Med., Bd. 10. Mettenheimer, Archiv für Anatomie und Physiologie, 1860. Valentin, die Untersuchung der Pflanzen- und Thiergewebe im polarisirten Licht. Leipzig 1861.

dass dasselbe optisch einaxig ist, so erfährt das Licht durch das zwischengelegte Object keine Veränderung. Erfolgen hingegen die Schwingungen in irgend einer andern Ebene, so wird die Polarisation durch das zwischengelegte Object verändert. Denn nun müssen die Schwingungen wieder zerlegt werden in solche, deren Schwingungsebene auf einer durch die optische Axe und den Lichtstrahl gelegten Ebene senkrecht steht (wie gl Fig. 8) und in solche, deren Schwingungen in der durch die optische Axe und den Lichtstrahl gelegten Ebene selber liegen (wie gm ebend.). Wegen der Dünne der Objecte und ihres nicht sehr starken Lichtbrechungsvermögens ist übrigens diese Aenderung der Polarisation keine vollständige, sondern es findet gewöhnlich nur eine Aenderung der Schwingungsrichtung in dem angedeuteten Sinne statt, das Licht wird, wie man sich ausdrückt, depolarisirt oder vielmehr anders polarisirt. Wenn daher das obere Nicol zuvor um 90° gegen das untere gedreht und dadurch das Gesichtsfeld verdunkelt war, so wird nun durch das zwischengelegte Object das Gesichtsfeld wieder erleuchtet, das Object erscheint hell auf dunklem Grund. Wegen der verschiedenen Brechbarkeit der einzelnen Farbestrahlen, erscheint es aber nicht weiss, sondern gefärbt, und die Färbung ändert sich in gesetzmässiger Weise, wenn das obere oder untere Prisma gedreht wird, und zwar zeigen sich bei hellem Gesichtsfelde (bei gleicher Stellung der beiden Prismen) Färbungen, die zu jenen, welche bei dunklem Gesichtsfelde auftreten, die Ergänzungsfarben bilden. Da ferner diejenigen Lichtstrahlen, die in der Richtung der optischen Axe durch das Object gehen, nicht in ihrer Polarisation verändert werden, so zeigen sich, wenn man einen auf die optische Axe senkrechten Durchschnitt unter das Polarisationsinstrument bringt, die Farben bei entgegengesetzter Stellung der beiden Nicols von einem dunklen Kreuz, bei gleicher Stellung von einem hellen Kreuz unterbrochen. Rücksichtlich der näheren Beschreibung der Polarisationserscheinungen, die bis jetzt für die Physiologie noch nicht diejenige Wichtigkeit erlangt haben, um hier eine ausführlichere Darstellung zu rechtfertigen, müssen wir auf die Handbücher der Physik verweisen.

II. Die Functionen der Elementarorganismen.

§. 28. Uebersicht und Eintheilung.

Um eine Einsicht in die Functionen der zusammengesetzten Organismen zu gewinnen, ist es nothwendig auf die Functionen der Zellen oder Elementarorganismen zurückzugehen. Wie die Gewebe und Organe des Pflanzen- und Thierkörpers aus der Zelle entspringen, so sind auch die Verrichtungen, deren der zusammengesetzte Organismus vermöge seines Aufbaus aus den verschiedenen Geweben und Organen fähig ist, vorgebildet in den Verrichtungen der elementaren Zelle.

Die wesentlichen Functionen der Zelle sind: die Ernährung, die Empfindung und Bewegung, und die Fortpflanzung. Diese drei Grundfunctionen entsprechen den drei Hauptbestandtheilen des Elementarorganismus: der Membran, dem Inhalt und dem Kern. Auf den die Ernäh-

rung vermittelnden Stoffwechsel der Zelle ist hauptsächlich die Umhüllungshaut von Einfluss, Bewegung und Empfindung sind, wo sie sich finden, an den Inhalt gebunden, und bei der Fortpflanzung kommt dem Kern eine wesentliche Rolle zu.

1. Der Stoffwechsel der Zelle.

Die Ernährung der Zelle beruht auf einem fortwährenden Wechsel der Stoffe, bei welchem die Zelle 1) diejenigen Stoffe, aus denen sie ihre Bestandtheile ergänzen kann, in den geeigneten Mengenverhältnissen von aussen aufnimmt, 2) diese Stoffe assimilirt, d. h. in Verbindungen umwandelt, die ihren eigenen Bestandtheilen gleichartig zusammengesetzt sind, 3) während und in Folge ihrer Function Zersetzungsproducte ihrer Bestandtheile bildet und endlich 4) diese Zersetzungsproducte wieder nach aussen abgiebt.

Von diesen Vorgängen sind der erste und vierte an sich mechanischer Art, obgleich sie auf einer gegenseitigen chemischen Anziehung der Stoffe innerhalb und ausserhalb der Zelle beruhen können; der zweite und dritte aber sind chemische Processe, bei welchen theils aus einfacheren Verbindungen zusammengesetzte sich bilden, theils zusammengesetzte Verbindungen in einfachere zerfallen.

A. Der mechanische Stoffwechsel der Zelle.

§. 29. Allgemeine Erscheinungen der Diffusion durch organische Membranen.

Die Gesetze des mechanischen Stoffaustausches durch einfache Zellenmembranen unmittelbar festzustellen, hat unüberwindliche Schwierigkeiten. Man ist desshalb genöthigt gewesen, die Zellenmembran theils durch zusammengesetzte Gewebsmembranen, theils durch unorganische Scheidewände von poröser Beschaffenheit zu ersetzen, und erst hieraus Rückschlüsse auf den Stoffaustausch durch die Zellenmembranen zu machen.

Wenn man durch eine organische Membran zwei Flüssigkeiten, welche beide die Fähigkeit besitzen in die Membran zu imbibiren und sich mit einander zu mischen, von einander trennt, so geschieht ein allmäliger Austausch der beiden Flüssigkeiten durch die Membran hindurch. Dieser Austausch dauert so lange, bis auf beiden Seiten der Membran die Flüssigkeiten gleichmässig gemischt sind. Es tritt also schliesslich das Nämliche ein, was auch erfolgt wäre, wenn man die beiden Flüssigkeiten ohne Dazwischenkunft der Membran mit einander in Berührung gebracht hätte. Trotzdem ist der Vorgang in beiden Fällen

ein wesentlich verschiedener. Wenn man, wie in Fig. 9 A, zwei Flüssigkeiten am untern Ende einer U-förmigen Röhre sich unmittelbar berühren lässt, so geschieht der Austausch so, dass während des ganzen Processes das Niveau in m und n sich nicht ändert. Hieraus folgt, dass bei dem freien Austausch von Flüssigkeiten für jedes Theilchen der ersten Flüssigkeit, das in die zweite hinübertritt, ein gleich grosses Theilchen der zweiten Flüssigkeit in die erste tritt. Hat man dagegen, wie in Fig. 9 B, zwischen die Schenkel m und n der Röhre eine organische Membran gebracht, so sinkt sehr bald in dem einen Schenkel m die Flüssigkeit, während sie in dem andern n um ebenso viel steigt. Hieraus folgt, dass bei dem Austausch von Flüssigkeiten durch Membranen für jedes Theilchen, das aus der ersten in die zweite Flüssigkeit tritt, aus dieser ein ungleiches Quantum in die erste übertritt.

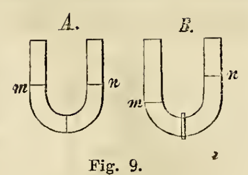


Fig. 9.

Man bezeichnet die einfache allmälige Mischung sich berührender Flüssigkeiten als Diffusion der Flüssigkeiten (Hydrodiffusion) und unterscheidet als einen besonderen Fall derselben die Diffusion durch organische Membranen, die man zuweilen auch als Endosmose oder, weil sich unorganische poröse Körper den organischen Membranen ähnlich verhalten, allgemein als Diffusion durch poröse Scheidewände bezeichnet.

Der Austausch zweier durch eine organische Membran getrennter Flüssigkeiten ist abhängig 1) von der Beschaffenheit der auf beiden Seiten der Membran befindlichen Flüssigkeiten, 2) von der Temperatur, 3) von der etwa gleichzeitig stattfindenden Einwirkung elektrischer Ströme und 4) von der Beschaffenheit der Membran.

a. Beschaffenheit der Flüssigkeiten.

§. 30. Das endosmotische Aequivalent.

Wenn man verschiedene Flüssigkeiten in Bezug auf ihre Fähigkeit durch organische Membranen zu diffundiren mit einander vergleichen will, so ist es nöthig, die übrigen auf die Diffusion Einfluss habenden Momente, also namentlich die Temperatur und die Beschaffenheit der Membran, möglichst constant zu erhalten; ausserdem aber muss, da die Diffusion wesentlich von den zwei sich austauschenden Flüssigkeiten abhängig ist, zunächst auch die eine dieser Flüssigkeiten in den verschiedenen Beobachtungen unverändert bleiben. Als solche constant bleibende Flüssigkeit wählt man am zweckmässigsten das Wasser. Der einfachste Fall der Endosmose besteht also in der Diffussion beliebig gewählter Flüssigkeiten mit reinem Wasser, durch dieselbe Membran

und bei derselben Temperatur. Zur Erfüllung der ersten dieser drei Bedingungen bringt man, wie in Fig. 10, die Flüssigkeit, deren Diffusion man untersuchen will, in eine unten durch die Membran geschlossene Röhre r und hängt diese in ein Gefäss g, in welchem Wasser befindlich ist. So lange nun die Concentration in r möglichst unverändert erhalten wird und zugleich in dem Wasser des Gefässes g keine erhebliche Menge des in r gelösten Körpers sich angesammelt hat, steht das Gewicht des Wassers, das von g nach r übergeht zu dem Gewicht des gelösten Stoffs, das von r nach g dringt, in einem constanten Verhältniss. Meist beträgt bei Anwendung thierischer Membranen die Menge des ersetzenden Wassers ein Vielfaches, zuweilen aber auch einen Bruchtheil von der Menge des übergehenden gelösten Körpers. Man bezeichnet dasjenige Gewicht Wasser, durch welches die Gewichtseinheit eines gelösten Körpers bei der Diffusion ersetzt wird, als das endosmotische Aequivalent dieses Körpers.

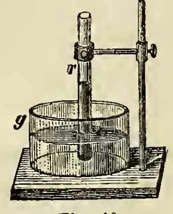


Fig. 10.

Das endosmotische Aequivalent eines Körpers ist abhängig von seiner chemischen Beschaffenheit. Am grössten ist das endosmotische Aequivalent der Alkalien, am kleinsten dasjenige der Mineralsäuren, in der Mitte stehen die Salze und gewisse leicht lösliche indifferente Körper wie der Zucker. Das endosmotische Aequivalent des Eiweisses scheint etwas grösser zu sein, als dasjenige der meisten Salze.

Jolly, der zuerst den Begriff des endosmotischen Aequivalentes aufstellte, nahm an, dass dasselbe unabhängig sei von der Concentration der zum Wasser diffundirenden Flüssigkeit, dass also z. B., wenn man Kochsalz mit reinem Wasser diffundiren lasse, das Aequivalent immer gleich gefunden werde, welches auch die Concentration der diffundirenden Kochsalzlösung sein möge. Ludwig zeigte jedoch, indem er eine Salzlösung zu reinem Wasser diffundiren liess und zu verschiedenen Zeiten den Diffusionsprocess unterbrach, dass das endosmotische Aequivalent abhängig ist von der Concentration*).

Das Constantbleiben des endosmotischen Aequivalents, so lange die Beschaffenheit der auf beiden Seiten der Membran befindlichen Flüssigkeiten ungeändert bleibt, bewies Eckhard, indem er eine Salzlösung, die durch eingelegte Krystalle fortwährend gesättigt erhalten wurde, gegen destillirtes Wasser diffundiren liess. Es schwankte so bei Anwendung des frischen Herzbeutels als Membran das endosmotische Aequivalent des Kochsalzes nur zwischen 2,8 und 2,9 **).

Jolly fand folgende Zahlen als endosmotische Aequivalente verschiedener Substanzen:

Na Cl = 4, Na O. SO_3 = 11, KO. SO_3 = 12, Mg O. SO_3 = 11,5, Cu O. SO_3 = 9,5, KO. 2 SO_3 = 2,3, HO. SO_3 = 0,3, KO. HO = 200, Alkohol = 4,3,

---

*) Ludwig, Lehrbuch der Physiologie, Bd. 1.

**) Eckhard, Beiträge zur Anatomie und Physiologie, Bd. 2.

Zucker = 7,2 *). Diese Zahlen geben einigermassen ein vergleichendes Bild der endosmotischen Verwandtschaft der Alkalien, Säuren, Salze und indifferenten löslichen Stoffe dem reinen Wasser gegenüber. Dagegen sind sie, abgesehen von der nicht berücksichtigten Abhängigkeit des endosmotischen Aequivalentes von der Concentration, schon desshalb nicht im Stande über die Diffusion durch feuchte organische Membranen Aufschluss zu geben, weil die Versuche, auf die sie sich gründen, an getrockneten Häuten (von Schweinsblase) angestellt sind. Besondere Versuche lehren aber, dass durch das Trocknen der Membranen das endosmotische Aequivalent sich beträchtlich verändert. Siehe §. 37.

Graham hat die Endosmose, wenn mehr Wasser zur gelösten Substanz als gelöste Substanz zum Wasser übertritt, positive Osmose genannt, während er das Umgekehrte als negative Osmose bezeichnet. Die Alkalien bilden die äusserste Reihe der Substanzen mit positiver Osmose, die Säuren zeigen die stärkste negative Osmose **).

Sehr wenig diffusionsfähig ist das Eiweiss. Wenn man Eiweisslösung durch Membranen filtrirt, so geht nach W. Schmidt weniger Eiweiss in das Filtrat über, als in der Lösung enthalten war; sind Harnstoff oder Kochsalz beigemengt, so ist dagegen das Filtrat an diesen Stoffen reicher als die Lösung. Aehnlich wie das Eiweiss verhält sich das Gummi.

Auf die Diffusion des Eiweisses sind nach Wittich die Salze, welche demselben immer beigemengt sind, insofern von Einfluss, als sie zunächst in das gegenüberstehende Wasser diffundiren, wodurch dieses zu einer schwachen Salzlösung wird, gegen welche das Eiweiss ein viel grösseres endosmotisches Aequivalent besitzt, als gegen reines Wasser. Desshalb wird auch das endosmotische Aequivalent des Eiweisses um so grösser gefunden, je geringer die Menge des gegenüberstehenden Wassers ist ***).

Die chemische Beschaffenheit der gelösten Stoffe kommt bei dem endosmotischen Aequivalent nicht nur in Betracht, insofern es sich um die Vergleichung verschiedener Stoffe handelt, sondern auch bei einem und demselben Körper. Namentlich fällt hier der Gehalt an Hydrat- und an Krystallwasser in Rücksicht. So fand Hoffmann für wasserfreies schwefelsaures Natron das Aequivalent = 5, 480, für krystallisirtes = 1, 863, ferner für 2 NaO. PO_5 = 17, 586, für 2 NaO. PO_5 + HO = 16, 292 und für 2 NaO. PO_5 + HO + 24 aq. = 5,869 †). Dies beruht darauf, dass das Hydrat- und selbst das Krystallwasser viel inniger an das Salz gebunden ist, als dasjenige Wasser, welches bloss als Lösungsmittel dient. Das trockene Salz strebt Hydrat zu werden, und das Hydrat zieht Krystallwasser an.

Mit der Concentration der Lösungen ändert sich ihr endosmotisches Aequivalent. Bei den meisten Lösungen, deren endosmotisches Aequivalent grösser als die Einheit ist, wächst dasselbe mit steigender Concentration, bei andern Lösungen, namentlich bei solchen, deren Aequivalent kleiner als die Einheit ist, nimmt dasselbe mit steigender Concentration ab. Diese Aenderung ist aber eine sehr langsame, so lange man nicht die Grenze überschreitet, wo der diffundirende Körper sein Krystall- oder Hydratwasser verliert.

*) Jolly, Zeitschrift für rationelle Medicin, Bd. 7, 1849.

**) Graham, annales de chemie et de physique, 3, t. XLV.

***) W. Schmidt, Poggendorff's Annalen Bd. 114. v. Wittich, Müllers Arch. 1856.

†) Hoffmann, in Eckhard's Beiträgen Bd. 2 S. 59

Wenn man also Schwefelsäure gegen Wasser diffundiren lässt, so tritt verhältnissmässig um so mehr Säure zum Wasser über, je concentrirter man dieselbe nimmt. Wenn man umgekehrt Kali gegen Wasser diffundiren lässt, so tritt um so mehr Wasser zum Kali über, je concentrirter dieses genommen wird. In der Mitte zwischen Säuren und Alkalien stehen auch in dieser Beziehung in ihrem endosmotischen Verhalten die Salze.

Eckhard hat die Veränderung, die das endosmotische Aequivalent vom Kochsalz gegen Wasser mit dem Procentgehalt der Kochsalzlösung erfährt, genauer bestimmt; als Membran diente das frische Pericardium.

Procentgehalt der Salzlösung	Aequivalent
4,6	1,5
8,8	2,2
11,1	2,3
14,9	2,6
17,7	2,7
26,5	3 *).

Schumacher bestimmte die Zunahme, die das endosmotische Aequivalent der Schwefelsäure und der Oxalsäure bei abnehmender Concentration erfährt. Es ergab sich, dass diese Zunahme stark wächst mit der Abnahme der Concentration, sie geschah sehr langsam von 13 bis 4 proc. Säuregehalt, dann schneller von 4 bis 1 proc. und am schnellsten bei den verdünnteren Lösungen; erst bei einer sehr starken Verdünnung nimmt das Aequivalent wieder ab **).

Ein Körper mit höherem Aequivalent, das aber trotzdem bei steigender Concentration abnimmt, ist nach Ludwig das schwefelsaure Natron. Wurde die gesättigte Lösung dieses Salzes allmälig bis auf 0,1 proc. verdünnt, so stieg das endosmotische Aequivalent von 5,8 auf 21,6. Die meisten andern Salze, namentlich alle Chlorsalze, folgen in ihrem Verhalten nicht dem schwefelsauren Natron, sondern dem Kochsalz, d. h. ihr Aequivalent nimmt mit steigender Concentration zu.

§. 31. Die Diffusionsgeschwindigkeit.

Der Austausch zwischen einem gelösten Stoff und reinem Wasser geht, so lange die Lösung die gleiche Concentration behält und in dem Wasser keine merkliche Menge des gelösten Körpers sich anhäuft, mit constanter Geschwindigkeit vor sich. So lange also die Bedingungen auf beiden Seiten der Membranen gleichbleiben, geht nicht nur für jede Gewichtseinheit, die vom gelösten Körper zum Wasser tritt, ein constantes Quantum Wasser zur Lösung hinüber, was aus der Constanz des endosmotischen Aequivalents folgt, sondern es geschieht auch dieser Austausch mit unveränderlicher Geschwindigkeit.

Die Diffusionsgeschwindigkeiten verschiedener Stoffe stehen in einem Verhältnisse zu einander, das von dem Verhältniss ihrer endos-

---

*) Eckhard, Beiträge, Bd. 2, S. 174.

**) Schumacher, Poggendorff's Annalen, 1860, Bd. 110.

motischen Aequivalente unabhängig ist. Dagegen steht die Diffusionsgeschwindigkeit in directer Beziehung zu der Löslichkeit der Körper und zu ihrer chemischen Zusammensetzung.

Die Beziehung zur Löslichkeit ergiebt sich aus der folgenden Tabelle über die relative Diffusionsgeschwindigkeit gesättigter Lösungen von phosphorsaurem Natron, salpetersaurem Baryt, schwefelsaurem Natron und Kochsalz.

	Verhältniss der Diffusionsgeschwindigkeiten der gesättigten Lösungen.	Verhältniss des Procentgehalts der gesättigten Lösungen.	Diffusionsgeschwindigkeit, bezogen auf gleichen Procentgehalt.
Phosphors. Natron	1	1	1
Salpeters. Baryt	3,5	1,7	2,07
Schwefels. Natron	3,3	2,0	1,67
Kochsalz	21,4	7,5	3,49 *).

Die letzte Reihe dieser Tabelle ist, da directe Bestimmungen nicht vorliegen, unter der Voraussetzung berechnet, dass die Diffusionsgeschwindigkeit der Salze zum Wasser sich den Concentrationsgraden proportional ändere, was durch die Erfahrung nahehin bestätigt wird. Vergl. unten.

Nach Schumacher ergiebt sich bei der Vergleichung gleichprocentiger Lösungen verschiedener Stoffe folgende Reihe für ihre Diffusionsgeschwindigkeit zum Wasser:

Säuren	Salze	
Salzsäure	Salpeters. Salze	Ammoniaksalze
Salpetersäure	Chlormetalle	Kalisalze
Schwefelsäure	Schwefels. Salze	Natronsalze
Oxalsäure	Oxals. Salze	Magnesiasalze
Essigsäure	Essigs. Salze	Barytsalze
Phosphorsäure	Phosphors. Salze	Kalksalze
Kohlensäure	Kohlens. Salze	

Körper von analoger chemischer Zusammensetzung verhalten sich somit auch ähnlich in Bezug auf ihre Diffusionsgeschwindigkeit.

Die Diffusionsgeschwindigkeit, mit welcher ein Salz aus seiner Lösung durch eine Membran zu reinem Wasser übergeht, und mit welcher umgekehrt das Wasser durch die Membran zur Lösung dringt, ist abhängig von der Concentration der Lösung. Sowohl die Geschwindigkeit, mit welcher die Salztheilchen zum Wasser dringen, als die Geschwindigkeit, mit welcher das Wasser zu der Salzlösung übergeht, wächst schneller als der Procentgehalt der Lösungen. Aber dieses Wachsthum erfolgt nicht in gleichem Maasse, sondern der Salzstrom nähert sich der Proportionalität weit mehr als der Wasserstrom, dessen Geschwindigkeit viel bedeutender wächst. Je concentrirter daher die Lösung wird, um so mehr Wasser im Verhältniss zum übertretenden Salz geht in einer gegebenen Zeit durch die Membran. Hieraus erklärt

*) Eckhard, Beiträge, Bd. 2, S. 25.

sich das oben gefundene Gesetz, dass das endosmotische Aequivalent mit der Concentration der Lösungen wächst.

Die Fig. 11 versinnlicht die angedeutete Beziehung zwischen Diffusionsgeschwindigkeit und endosmotischem Aequivalente. Man trage auf einer Abscissenlinie ab die Procentgehalte 1, 2, 3 u. s. w. der diffundirenden Lösung auf. Man errichte in 1, 2, 3 nach aufwärts Senkrechte, welche jedesmal die in der Zeiteinheit übertretenden Salzmengen bedeuten, und man errichte nach abwärts Senkrechte, welche die gleichzeitig übertretenden Wassermengen bedeuten. Die Verhältnisse der Linien n, n_1, n_2 zu m, m_1, m_2 sind die endosmotischen Aequivalente. Verbindet man die Endpuncte von m, m_1, m_2, so erhält man, da die übertretenden Salzmengen (die Ordinaten) nahehin proportional den Procentgehalten (den Abscissen) wachsen, eine von der Graden wenig abweichende Linie. Verbindet man dagegen die Endpuncte von n, n_1, n_2, so erhält man eine von der Abcissenlinie weggekrümmte Curve ad, da hier die Ordinaten schneller als die Abscissen zunehmen. Nun ist ersichtlich, dass die Verhältnisse von n, n_1, n_2 zu m, m_1, m_2, d. h. die endosmotischen Aequivalente, mit der Concentration zunehmen. Sollten die Aequivalente constant bleiben, so müsste offenbar auch die Linie ad eine gerade sein, d. h. es müssten auch die übertretenden Wassermengen nur einfach proportional den Concentrationsgraden zunehmen.

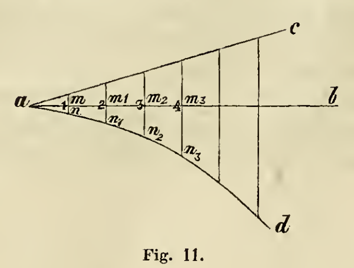


Fig. 11.

Für die Diffusion zwischen Kochsalz und Wasser erhielt Eckhard folgende Verhältnisse in der Zunahme der beiden Diffusionsgeschwindigkeiten:

Verhältniss der Procentgehalte der Salzlösung	Relative Geschwindigkeit	
	der Salzströme	der Wasserströme
1	1	1
1,5	1,6	1,8
1,8	2,0	2,2
2,4	3,2	4,4
3,0	4,2	6,0
5,7	6,7	14,3 *).

Bis jetzt ist diese Untersuchung für Substanzen mit negativer Osmose, d. h. für solche, die in grösserer Menge zum Wasser übertreten, als Wasser zu ihnen dringt, noch nicht ausgeführt. Da aber bei ihnen im Allgemeinen das endosmotische Aequivalent mit steigender Concentration abnimmt, so ist auch zu erwarten, dass hier umgekehrt der Wasserstrom verhältnissmässig weniger zunehmen wird als der Strom des gelösten Körpers.

§. 32. Diffusion zwischen Lösungen von verschiedener Concentration.

Wenn eine Lösung nicht gegen reines Wasser, sondern gegen eine andere Lösung entweder desselben oder eines andern Körpers durch

*) Eckhard, a. a. O. S. 177.

eine Membran diffundirt, so sind die Diffusionserscheinungen theils abhängig von dem Concentrationsunterschied der beiden Lösungen theils von dem gegenseitigen chemischen Verhalten der zwei gelösten Körper.

Lässt man verschieden concentrirte Lösungen eines und desselben Körpers gegen einander diffundiren, so kommt nur das erste dieser Momente zum Einfluss. Es nimmt dann die concentrirtere Lösung allmälig an Dichte ab und die verdünntere zu: es gehen also von der ersten zur zweiten Lösung mehr Salztheilchen und von der zweiten zur ersten Lösung mehr Wassertheilchen; zugleich tritt eine Volumenveränderung ein, welche derjenigen entspricht, die bei der Diffusion gegen reines Wasser eintreten würde, welche aber langsamer als diese erfolgt. Erhält man die Concentration der Lösungen auf beiden Seiten der Membran constant, so ist auch hier der Austausch ein constanter: für jede Gewichtseinheit Salz, die in einer bestimmten Zeit von der ersten zur zweiten Lösung geht, tritt ein bestimmtes Gewicht Wasser von der zweiten zur ersten Lösung über, und zwar ist das Verhältniss, in welchem das Salz durch Wasser ersetzt wird, annähernd das nämliche, als wenn die concentrirtere Lösung gegen reines Wasser diffundirt wäre: das endosmotische Aequivalent bleibt also unter diesen Bedingungen nahezu, doch nicht vollkommen ungeändert. (Siehe die Anmerkung.) Dagegen steht die Geschwindigkeit, mit welcher die Diffusion vor sich geht, im umgekehrten Verhältniss zur Concentrationsdifferenz der in einander diffundirenden Lösungen, d. h. die Diffusionsgeschwindigkeit nimmt ab direct proportional der Abnahme der Concentrationsdifferenz beider Lösungen.

Wenn z. B. bei der Diffusion von Kochsalzlösungen in zwei Versuchen die Differenzen der in jedem einzelnen Versuch constant erhaltenen Concentrationen sich verhielten wie 1 : 1,87, so verhielten sich die Diffusionsgeschwindigkeiten wie 1,9 : 1, in einem andern Versuchspaar war das erste Verhältniss = 1 : 2,14, das zweite = 2,1 : 1, in einem dritten Versuchspaar das erste Verhältniss = 1 : 3,0, das zweite = 3, 6 : 1 u. s. w. Das endosmotische Aequivalent schwankte indessen zwischen 3 und 3,6 *).

Bei der Diffusion von Glaubersalzlösungen verschiedener Concentration in einander fand W. Schmidt die Diffusionsgeschwindigkeit nahezu dem Concentrationsunterschied proportional. Das endosmotische Aequivalent steigt hier langsam bei abnehmenden Werth der Concentrationsdifferenz und steigt allmälig schneller, wenn die Concentrationsdifferenzen sehr gering werden **).

Die Diffusionsgeschwindigkeit ist nicht bloss von dem Verhältniss der Concentrationen beider Lösungen zu einander abhängig, sondern sie wird ausserdem beeinflusst von dem absoluten Salzgehalt beider Lösungen, und zwar so,

---

*) Eckhard, S. 179.

**) W. Schmidt, Poggendorff's Annalen, Bd. 102, S. 122.

dass einer gleichen Differenz im Salzgehalt eine grössere Diffusionsgeschwindigkeit entspricht, wenn der Procentgehalt der Lösungen ein höherer ist. Daher nimmt die Diffusionsgeschwindigkeit des Wasserstroms etwas schneller zu als diejenige des Salzstroms, so dass das endosmotische Aequivalent nicht vollkommen constant beibt, sondern mit der Zunahme des absoluten Procentgehaltes der zwei Lösungen sich etwas vergrössert.

Die aus mehreren Versuchen gewonnenen Vergleichungszahlen für die Diffusionsgeschwindigkeit des Salzstroms bei Erhöhung der absoluten Concentration der zwei Kochsalzlösungen schwanken nur zwischen 1,10 und 1,12, die Zahlen für die Diffusionsgeschwindigkeit des Wasserstroms verändern sich dagegen von 1,12 auf 1,66, und dem entsprechend steigt das Aequivalent von 2,6 auf 3 *).

§. 33. Diffusion zwischen Lösungen von verschiedener chemischer Zusammensetzung.

Wenn Lösungen zweier Stoffe von verschiedener chemischer Zusammensetzung gegen einander diffundiren, so geschieht der Austausch um so schneller, je grösser die chemische Verwandtschaft der gelösten Stoffe ist. Säure zu Alkali diffundirt also schneller als Säure zu Säure oder als ein Salz zu einem andern Salze. Zugleich wird je grösser der chemische Gegensatz der diffundirenden Stoffe ist, um so mehr der Diffusionsstrom zu einem einseitigen. Dies geschieht namentlich bei Körpern, die sich chemisch verbinden. So dringt bei der Diffusion von Säure und Alkali nur die Säure zum Alkali, aber kein Alkali zur Säure.

Messende Versuche über die Diffusionsgeschwindigkeit und namentlich über die Grösse des endosmotischen Aequivalentes in diesen Fällen sind noch nicht angestellt.

Während das Eiweiss zu reinem Wasser nur spärlich übergeht, diffundirt es in reichlicherer Menge zu einer Lösung von Alkalisalzen, und der endosmotische Strom des Eiweisses zur Salzlösung nimmt mit wachsender Concentration der letzteren ziemlich schnell zu. Es hängt dies damit zusammen, dass das Eiweiss mit den Salzen sich zu schwer von einander trennbaren Mischungen verbindet. Erst sehr concentrirte Salzlösungen beschränken wieder die Diffusion, indem sie dem flüssigen Eiweiss bloss sein Wasser entziehen **).

Wenn die gegen einander diffundirenden Stoffe sich chemisch zersetzen, so geschieht diese Zersetzung fast ausschliesslich auf der Seite desjenigen Stoffes, der die geringste Durchgangsfähigkeit durch die Membran besitzt: die Endosmose wird also zu einer einseitigen in Bezug auf die gelösten Körper. Wenn man z. B. Oxalsäure und kohlensauren Kalk gegen einander diffundiren lässt, so bildet sich nur auf der Seite des letztern ein Niederschlag von oxalsaurem Kalk. Ebenso zieht bei der Entgegensetzung von Eiweiss und schwefelsaurem Kupfer

---

*) Eckhard, S. 183.

**) von Wittich, Müllers Archiv 1856.

das Eiweiss alles Kupfer an sich, um mit ihm Kupferalbuminat zu bilden, während keine Spur Eiweiss zur Kupferlösung hinüberdringt *).

§. 34. Diffusion von Lösungsgemengen.

Wenn Lösungen, in welchen verschiedene Salze gleichzeitig gemengt sind, gegen Wasser oder gegen andere Lösungen diffundiren, so wird das langsamer diffundirende Salz durch das rascher diffundirende in seiner Geschwindigkeit noch mehr gehemmt.

Cloetta erwies dies speciell für die Diffusion von Glaubersalz und Kochsalz gegen Wasser. Das Glaubersalz besitzt eine geringere Diffusionsgeschwindigkeit durch thierische Membranen als das Kochsalz und wird, wenn man ein Gemenge beider Salze diffundiren lässt, in seiner Geschwindigkeit verlangsamt. Der Grund dieses Verhaltens liegt offenbar darin, dass die Membran von dem einen Salz mehr aufnimmt als von dem andern. Vergl. §. 24. Nach Schumacher soll bei der Diffusion durch Collodiumhäute das endosmotische Aequivalent jedes der beiden in dem Lösungsgemenge enthaltenen Stoffe abhängig sein von der Gesammtconcentration, so dass, wenn die Endosmose beider Stoffe die gleiche Richtung hat, das Aequivalent eines jeden höher ist, als wenn er allein in Lösung wäre, während im umgekehrten Fall das Aequivalent erniedrigt wird.

b. Einfluss der Temperatur.

§. 35. Zunahme der Diffusionsgeschwindigkeit mit der Temperatur.

Mit steigender Temperatur erhöht sich die Diffusionsgeschwindigkeit, und zwar nimmt innerhalb engerer Grenzen der Temperatur die Geschwindigkeit, mit welcher die beiden Stoffe zu einander übertreten, für beide gleichmässig zu, so dass der Werth des endosmotischen Aequivalents constant bleibt. Die Zunahme der Diffusionsgeschwindigkeit geschieht schneller als die Zunahme der Temperatur.

Eckhard fand folgende Verhältnisse für die in der gleichen Zeit bei wachsender Temperatur durch den frischen Herzbeutel des Ochsen hindurchgetretenen Kochsalzmengen:

Temperatur	Durchgetretene Salzmenge
8,0	0,303
9,6	0,364
13,8	0,396
18,3	0,474
22,5	0,549
26,0	0,628 **).

*) Schumacher, die Diffusion in ihren Beziehungen zur Pflanze. Leipzig und Heidelberg 1861.

**) Eckhard, S. 27.

Für die Diffusibilität der Salzsäure mit steigender Temperatur fand Graham folgende Zahlen:

Temperatur	Durchgetretene Säuremenge
15,5	1
26,6	1,35
37,7	1,77
48,8	2,18 *).

c. Einfluss des elektrischen Stromes.

§. 36. Elektrische Endosmose.

Ein elektrischer Strom, welcher die diffundirenden Flüssigkeiten durchsetzt, ist auf den Gang der Diffusion von wesentlichem Einflusse. Jeder galvanische Strom strebt die Theilchen einer Flüssigkeit, die er durchsetzt, von einem Pol nach dem andern zu bewegen. Diese bewegende Wirkung des Stroms geht unabhängig neben der zersetzenden Wirkung desselben einher. Sie erstreckt sich nicht nur auf die gelöste Substanz, sondern auch auf das Lösungsmittel und sogar auf die in dem letzteren etwa suspendirten unlöslichen Theilchen. Wenn ein elektrischer Strom durch die Lösung einer Basis oder eines Salzes geht, so wird sowohl von dem gelösten Körper als von dem Lösungsmittel, dem Wasser, zum negativen Pol übergeführt, von dem ersteren aber eine grössere Menge. Ist die Flüssigkeit nicht durch eine Scheidewand getrennt, so muss wegen des hydrostatischen Drucks immer ein gleich grosses Volum Flüssigkeit wieder vom negativen zum positiven Pol zurückfliessen. Befindet sich aber eine organische Membran oder sonst eine poröse Scheidewand in der Mitte der Flüssigkeit, so nimmt auf der Seite des negativen Pols die Flüssigkeitsmenge zu, und auf der Seite des positiven Pols nimmt sie ab. Die Menge der auf diese Weise übergeführten Flüssigkeit ist um so grösser, je kleiner das Leitungsvermögen derselben ist, und sie wächst überdies direct proportional der Intensität des galvanischen Stroms, ist aber unabhängig von der Oberfläche und Dicke der porösen Wand; ferner wird im Verhältniss zum übergeführten Wasser um so mehr von dem gelösten Körper durch den Strom mitgeführt, je verdünnter die Lösung ist. Durchfliesst der galvanische Strom eine Flüssigkeit, in der sich eine Säure gelöst befindet, so wird umgekehrt die Säure vom negativen zum positiven Pol geführt und häuft sich hier an. Die nämliche Bewegung geschieht auch, wenn die Säure durch eine poröse Scheidewand vom positiven Pol getrennt ist, nur ist dann die übertretende Säuremenge eine geringere.

*) Graham, Annalen der Chemie und Pharmacie, Bd. 121.

Es erhellt aus dem Obigen, dass die überwiegende mechanische Wirkung des Stroms in der Richtung des positiven Stroms geschieht. Diese mechanische Wirkung ist sehr erheblich, wenn noch gar keine merkliche chemische Zersetzung vorhanden ist. Tritt die letztere ein, so compliciren sich dann ihre Phänomene mit denjenigen der mechanischen Wirkung. Hat man z. B. eine Lösung von Kupfervitriol dem Strom ausgesetzt, so wird unverändertes Kupfervitriol und Wasser nach dem negativen Pol hin bewegt; tritt zugleich Zersetzung ein, so wird ausserdem ausgeschiedene Schwefelsäure nach dem positiven Pol und ausgeschiedenes Kupfer nach dem negativen Pol hin bewegt. Befindet sich inmitten der Flüssigkeit eine poröse Wand, durch die das Kupfer nicht dringen kann, so schlägt dasselbe auf der dem positiven Pol zugekehrten Seite sich nieder, von der dem negativen Pol zugekehrten Seite wird es durch die mechanische Wirkung des Stroms immer wieder entfernt.

Befindet sich eine organische Membran zwischen zwei differenten, diffusionsfähigen Flüssigkeiten, so kann die Diffusion je nach der Richtung des Stroms entweder in der Richtung, in welcher sie ohnehin stattfände, bedeutend begünstigt oder gestört, selbst in die entgegengesetzte Richtung umgekehrt werden. Wenn man z. B. Wasser gegen Salzlösung diffundiren und den Strom in der Richtung vom Wasser zum Salz die beiden Flüssigkeiten durchfliessen lässt, so geht weit mehr Wasser zur Salzlösung über als ohne den Strom. Durchfliesst aber der Strom die Flüssigkeiten in der Richtung vom Salz zum Wasser, so geht umgekehrt mehr Salz zum Wasser über, und es kann hier sogar die Endosmose sich umkehren, d. h. es kann die Flüssigkeitsmenge auf der Seite des Salzes ab- und auf der Seite des Wassers zunehmen. Das endosmotische Aequivalent aller Stoffe in Bezug auf Wasser wird also vergrössert, wenn der positive Strom vom Wasser zur Lösung geht, und es wird verkleinert im umgekehrten Fall *).

Das Eiweiss verhält sich bei seinem gewöhnlichen Vorkommen in den Organismen, wobei es an Alkali gebunden ist, als Natron- und Kalialbuminat, wie eine schwache Säure. Wenn also das Eiweiss mit den Salzen, mit welchen es vereinigt zu sein pflegt, der Diffusion gegen Wasser ausgesetzt und zugleich ein galvanischer Strom durch die Flüssigkeiten geleitet wird, so tritt folgendes ein: geht der positive Strom in der Richtung von der Eiweisslösung zum Wasser, so treten die Salze zum Wasser über, das Eiweiss aber bleibt am positiven Pol zurück; geht der Strom umgekehrt vom Wasser zur Lösung, so tritt das Wasser zur Lösung und gleichzeitig das Eiweiss zum Wasser über und schlägt sich hier am positiven Pol nieder. Das Eiweiss bewegt sich also wie die Säuren vom negativen zum positiven Pol.

---

*) Wiedemann, die Lehre vom Galvanismus, Bd. 1 S. 376. Poggendorffs Annalen Bd. 99, S. 177.

Das Eiweiss schlägt sich zugleich in diesen Fällen in fester Form an dem Pol nieder, da das anfänglich vorhandene lösliche Alkalialbuminat zersetzt wird, indem das Alkali zum negativen und das Albumin zum positiven Pol wandert. Wird Eiweiss in einer Säure gelöst, so verhält es sich gerade umgekehrt: es spielt dann die Rolle eines schwachen Alkali und scheidet sich am negativen Pole aus. Ob eine Eiweissdiffusion unter dem Einfluss galvanischer Ströme auch im Organismus sich findet, ist bis jetzt nicht zu bestimmen. Doch würde durch ihre Annahme die Secretion salzhaltiger Flüssigkeiten aus dem Blute, während in diesem die Albuminate zurückbleiben, sich erklären lassen *).

d. Beschaffenheit der Membran.

§. 37. Einfluss der Membran auf die Endosmose.

Getrocknete Membranen zeigen allgemein ein höheres endosmotisches Aequivalent als die gleichen Membranen im frischen oder aufgeweichten Zustand. Dies erklärt sich daraus, dass die Durchgangsfähigkeit der Membranen für Wasser bei der Quellung eine kleine Abnahme erleidet, während sie für Salze zunimmt. Deshalb ist das endosmotische Aequivalent für eine und dieselbe Membran nicht unveränderlich, und es ist sehr verschieden für verschiedene Membranen.

Das endosmotische Aequivalent des Kochsalzes ist bei Anwendung getrockneter Schweinsblase nach Jolly = 4, bei der Anwendung des frischen Herzbeutels vom Kalb nach Eckhard = 2,85, bei der Anwendung des frischen Herzbeutels von der Kuh nach Hoffmann = 3,29 Für Glaubersalz sah Hoffmann das Aequivalent mit dem Eintrocknen der Membran von 5,1 auf 13,6 steigen. Dass diese Veränderung des Aequivalentes auf einer Zunahme des Salzstroms und einer Abnahme des Wasserstroms bei der Erweichung der Membran beruht, zeigt folgende mit Kochsalz und dem getrockneten Pericardium der Kuh angestellte Versuchsreihe von Adrian **):

	Grösse des		Endosmotisches
	Salzstroms	Wasserstroms	Aequivalent
Erste Stunde	0,324	1,815	5,6
Zweite Stunde	0,373	1,687	4,5
Dritte Stunde	0,368	1,820	4,9
Vierte Stunde	0,434	1,791	4,1
Fünfte Stunde	0,414	1,673	4,0
Sechste Stunde	0,399	1,551	3,9

Nach Fick nimmt bei Collodiummembranen der Salzstrom zu, während der Wasserstrom constant bleibt.

Poröse Scheidewände, welche nicht wie die organischen Membranen quellungsfähig sind, z. B. Thonwände, verändern ihr endosmotisches Aequivalent nicht. Die Grösse desselben ist in diesen Fällen um so bedeutender, je dicker die Scheidewand ist, und je enger die Poren derselben sind.

---

*) von Wittich, Journal für prakt. Chemie, Bd. 73 S. 18. Ludwig, Bericht über die Naturforscherversammlung in Wien, 1856.

**) Eckhards Beiträge Bd. 2 S. 187.

Bei sehr porösen Thonwänden ist das endosmotische Aequivalent sehr klein, oft fast null. Die Abhängigkeit des Aequivalentes von der Dicke der Scheidewand lässt sich nach Schumacher auch leicht an Collodiummembranen nachweisen, und ist dieselbe ohne Zweifel ebenso für alle organischen Membranen gültig.

Aus diesen Beobachtungen an nicht imbibitionsfähigen porösen Scheidewänden folgt, dass die Grösse der Zwischenräume, durch welche die Flüssigkeiten mit einander in Berührung treten, auf den Austausch derselben von wesentlichem Einflusse ist, und zwar ist eine gewisse Kleinheit der Zwischenräume erforderlich, damit überhaupt eine Endosmose und nicht eine blosse Mischung eintrete, d. h. damit das endosmotische Aequivalent eine merkliche Grösse erreiche. Wenn jedoch diese Enge der Zwischenräume einmal da ist, so nimmt mit der weiteren Verengerung derselben das endosmotische Aequivalent nur bis zu einer bestimmten Grenze zu und von dieser Grenze an wieder ab, bis es endlich null geworden ist, wo dann weder Endosmose noch Mischung mehr stattfindet, d. h. wo die Scheidewand für den Durchtritt der Flüssigkeiten impermeabel geworden ist. Jener Wendepunkt aber, von welchem an das endosmotische Aequivalent wieder sinkt, variirt erheblich nach der Beschaffenheit der diffundirenden Flüssigkeiten. Bei der Diffusion von Lösungen und Wasser wird der Wendepunkt des Aequivalentes bei einer um so dichteren Beschaffenheit der Membran erst erreicht, je grösser die Affinität der gelösten Salze zum Wasser ist. Es gibt somit für jede Lösung eine bestimmte, durch die Grösse der Zwischenräume bedingte Permeabilität der Membran, bei welcher das Maximum des Aequivalentes liegt.

Buchheim hat den Satz aufgestellt, dass bei einer porösen Membran das endosmotische Aequivalent um so kleiner ausfalle, je grösser die Affinität der Salze zum Wasser sei, dass aber bei sehr dichten Membranen die endosmotischen Aequivalente sich so verhalten wie die Affinitäten der Salze zum Wasser. Dieser Satz folgt unmittelbar aus dem oben aufgestellten Gesetz. Ueber das Verhältniss der endosmotischen Aequivalente bei der Anwendung verschiedener Membranen gibt die folgende Tabelle Aufschluss, die den Versuchen von Harzer entnommen ist *).

	Rinderblase.	Schweinsblase.	Rinderpericardium.	Collodiummembran.
Na Cl	6,460	4,335	4,000	10,200
K Cl	5,601	—	3,891	13,632
Na O SO_3	18,754	12,231	8,915	6,097
KO SO_3	13,908	11,700	8,181	4,147

Von den hier angewandten Membranen ist die Collodiumhaut die dichteste, die Rinder- und Schweinblase sind am wenigsten dicht, das Pericardium steht in der Mitte. An Affinität zum Wasser werden die schwefelsauren Salze der Alkalien von den Chlorsalzen übertroffen. Man ersieht dem entsprechend, dass bei der Diffusion der schwefelsauren Salze durch die Collodiumhaut das Maximum des Aequivalentes schon überschritten ist, während es bei den Chlorsalzen hier vielleicht erst erreicht ist.

*) Harzer, Vierordt's Archiv 1856, S. 194.

Von noch grösserem Einfluss als die angeführten physikalischen Eigenthümlichkeiten ist die chemische Beschaffenheit der Membran auf die Grösse des endosmotischen Aequivalentes. Bei Anwendung derselben Diffusionsflüssigkeiten kann sogar der überwiegende Diffusionsstrom eine ganz andere Richtung annehmen, wenn man die Diffusionsscheidewände wechselt. Poröse Thonwände und die meisten organischen, namentlich alle thierischen Membranen lassen z. B., wenn man Wasser mit Weingeist diffundiren lässt, das Wasser in überwiegender Menge zum Weingeist gehen. Eine Kautschukhaut dagegen oder eine Collodiummembran lässt den Weingeist in überwiegender Menge zum Wasser gehen. Diese Eigenschaft hängt unmittelbar mit der Imbibitionsfähigkeit der Membranen zusammen. Alle jene Membranen, welche den Durchgang des Wassers zum Weingeist begünstigen, imbibiren auch das Wasser leichter, während diejenigen, die den Durchgang des Weingeistes begünstigen, den Weingeist mit grösserer Energie imbibiren.

§. 38. Theorie der Endosmose.

Aus dem soeben angedeuteten Zusammenhang der Endosmose mit der Imbibitionsfähigkeit der Membranen lassen sich die Haupterscheinungen der Endosmose erklären. Wenn eine Membran die Neigung hat Wasser zu imbibiren, so beweist dies, dass ihre Substanz eine gewisse Anziehungskraft gegen das Wasser ausübt. Jede imbibitionsfähige Membran quillt desshalb auch in Wasser mehr auf als in einer Salzlösung. Bringt man daher eine Membran auf ihrer einen Seite mit Wasser, auf ihrer andern Seite mit Salzlösung in Berührung, so wird die Membran zwar von beiden in sich aufnehmen, aber von dem Wasser mehr als von der Salzlösung. Der Austausch beider Flüssigkeiten muss nun nothwendig durch Poren stattfinden, welche die Membran besitzt. In jeder Pore wird aber, da die Substanz der Membran vorwiegend das Wasser anzieht, diejenige Flüssigkeitsschichte, welche unmittelbar der Porenwandung anliegt, weniger Salz enthalten. Es werden also die von beiden Seiten eindringenden Flüssigkeiten sich in der Weise vertheilen, wie es in Fig. 12 angedeutet ist. Befindet sich auf der Seite A Wasser, auf der Seite B Salzlösung, so werden sich in der centralen Schicht c beide vielleicht annähernd gleichförmig mischen. An der Wand w aber wird sich wegen der Anziehung, welche die Substanz dieser Wand ausübt, fast reines Wasser befinden.

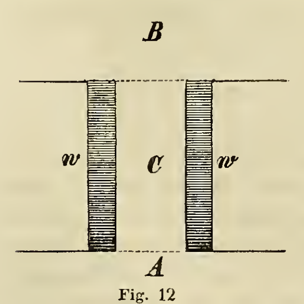


Fig. 12

Der Grund dafür, dass die beiden Flüssigkeiten nicht in dieser Anordnung ruhend innerhalb der Poren verbleiben, liegt nun in der Anziehung, welche sie beide auf einander ausüben, und die Geschwindigkeit, mit welcher der Austausch durch die Pore geschieht, ist daher auch um so

grösser, je grösser jene Anziehung ist. Dieser Austausch kann nun aber eben wegen jener eigenthümlichen Anordnung, in welcher sich die Flüssigkeiten durch die Pore bewegen müssen, nicht in der Weise erfolgen wie bei der freien Diffusion ohne Dazwischenkunft einer Membran, d. h. es kann nicht für jedes Theilchen Wasser, das nach oben tritt, ein gleich grosses Theilchen Salzlösung nach unten treten. Annähernd ist dies nur in der centralen Schichte c verwirklicht, in dieser findet eine ziemlich gleichmässige Bewegung des Salzes nach unten und des Wassers nach oben statt. In der Wandschichte w aber wiegt, weil sie überwiegend Wasser führt, auch die Bewegung nach oben vor. Die Endosmose, die das Gesammtresultat dieser Vorgänge darstellt, zeigt also während des Austauschs eine Volumzunahme bei B und eine Volumabnahme bei A.

Brücke, der diese Theorie der Endosmose begründet hat, gab folgenden Versuch an, welcher dieselbe im Grossen bestätigte. Terpentinöl hat eine stärkere Anziehung zu Glas als Baumöl, denn man kann durch einen Tropfen Terpentinöl einen Tropfen Baumöl von einer Glasfläche verdrängen. Trennte nun Brücke Terpentinöl und Baumöl durch eine gläserne Capillarröhre, so entstand in dieser eine Wandschichte, die bloss aus Terpentin bestand, und eine centrale Schichte, in welcher beide Flüssigkeiten gemischt waren*). Dass die thierischen Membranen sich in der That zum Wasser ähnlich verhalten wie Glas zum Terpentinöl wurde dann später durch die in §. 24 erwähnten Imbibitionsversuche von Ludwig bewiesen.

Leicht erklärt sich aus der Theorie die Veränderung, welche das endosmotische Aequivalent mit der allmäligen Imbibition der Membran erfährt. Eine trockene Membran zieht das Wasser weit mehr an als eine feuchte und begünstigt daher relativ den Wasserstrom. Eine Collodiumhaut lässt z. B. anfangs fast nur Wasser und gar kein Salz durch. Erst wenn sie sich mit Wasser imbibirt hat, wird sie für das Salz permeabel. Dies erklärt sich daraus, dass erst die feuchte Membran, eben wegen ihres Wassergehaltes, eine Anziehung auch auf die Salztheilchen ausübt. Dass bei einer porösen Thonwand diese Verschiedenheit nicht stattfindet ist wohl darin begründet, dass die Thonwand grössere Poren besitzt, in welchen rasch ein Gleichgewichtszustand in der Vertheilung der Flüssigkeitsschichten eintreten muss. Bei den meisten organischen Membranen sind wohl die Poren von sehr verschiedener Grösse, und ist daher der Vorgang ohne Zweifel ein complicirter, indem durch die grösseren Poren schnell eine gleichmässige Diffusion sich herstellt, während dieselbe durch die kleineren Poren in allmäliger Veränderung begriffen ist. Fick will die erstere als „Porendiffusion" bezeichnen, die letztere als eigentliche „Endosmose", und unter ihr eine Diffusion durch die Molecularinterstitien verstehen. Da es aber durchaus hypothetisch ist, ob durch die Molecularinterstitien überhaut epine merkliche Diffusion erfolgt, und da der ganze Unterschied offenbar nur au dem in Folge der Benetzung je nach der Porenweite mit verschiedener Schnelligkeit erfolgenden Eintritt gleichmässiger Diffusionsströme beruht, so scheint diese ganze Unterscheidung noch nicht hinreichend gerechtfertigt **).

*) Brücke, Poggendorffs Annalen, Bd. 58.

**) Fick, Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen, Bd. 3.

Aus der Anziehung, welche die Substanz der meisten organischen Membranen gegen Wasser ausübt, erklärt es sich, dass in den meisten Fällen, wenn ein Salz gegen Wasser diffundirt, mit steigender Concentration der Salzlösung das endosmotische Aequivalent wächst, denn es muss hierbei das Missverhältniss zwischen der gegen das Wasser und die Salzlösung ausgeübten Anziehung immer grösser werden. Das hierdurch bedingte Wachsen des endosmotischen Aequivalentes mit steigender Concentration zeigt sich jedoch nur bei denjenigen Salzen, deren Lösungen ebenfalls leicht von der Membran imbibirt werden, z. B. beim Kochsalz. Solche Salze, deren Lösungen nicht leicht imbibirt werden und die daher im Allgemeinen ein höheres Adquivalent besitzen, wie das Glaubersalz, zeigen das entgegengesetzte Verhalten: ihr endosmotisches Aequivalent steigt mit abnehmender Concentration. Hieraus müssen wir schliessen, dass nicht bloss die Anziehung der Membran gegen das Wasser, sondern auch ihre Anziehung gegen das Salz das endosmotische Aequivalent wesentlich mitbestimmt, so dass, wenn die Anziehung der Membran gegen das Wasser sehr viel grösser wird als ihre Anziehung gegen das Salz, sie dem Salzstrom Wassertheilchen entzieht und dieselben zurückhält; dies wird dann um so mehr eintreten, je concentrirter die Salzlösung ist.

Auf dieses Festhalten des Wassers durch die Membran und die in Folge dessen langsamere Diffusionsbewegung der Wandschichte muss es auch offenbar bezogen werden, dass eine Grenze existirt, von der an bei weiterer Verengerung der Poren das Aequivalent, d.h. die Grösse des Wasserstroms, wieder abnimmt: bei einem bestimmten, für jedes Salz aber andern Durchmesser der Pore wird die Wasseranziehung der Wandung noch auf den centralen Flüssigkeitsfaden einwirken und dadurch die Geschwindigkeit des Wasserstroms verlangsamen, während die Geschwindigkeit des Salzstroms dieselbe bleibt. Auf dasselbe Moment muss ferner der Einfluss der Temperatur bezogen werden: die Erhöhung der Temperatur lässt die Bewegung beider Diffusionsströme zunehmen, sie wirkt aber auf den Wasserstrom in höherem Grade beschleunigend ein als auf den Salzstrom, indem sie die Adhäsion des Wassers zur Porenwandung verringert.

Wir haben somit die endosmotischen Erscheinungen im Ganzen auf folgende Ursachen zurückgeführt: 1) auf die Anziehungskraft, welche die beiden Flüssigkeiten auf einander ausüben, 2) auf die relative Anziehungskraft, welche die Substanz der Membran gegen beide diffundirende Flüssigkeiten ausübt und wodurch theils die Anordnung der Flüssigkeiten theils die Geschwindigkeit der einzelnen Flüssigkeitsschichten innerhalb der Pore bestimmt wird, 3) auf die Enge der Poren, durch welche die Flüssigkeiten diffundiren, und 4) auf die Ueberwindung der Adhäsion an der Porenwandung in Folge erhöhter Temperatur.

§. 39. Diffusion zwischen Gasen und Flüssigkeiten durch organische Membranen.

Die Diffusion zwischen Gasen und Flüssigkeiten wird durch den Zwischentritt einer feuchten organischen Membran im Wesentlichen nicht geändert. Sie geschieht einfach nach den Gesetzen der Absorption. Das Gas strömt hierbei nicht durch Poren, sondern es wird von der feuchten Membran absorbirt und dann an die von der Membran umschlossene Flüssigkeit abgegeben. Enthält diese Flüssigkeit selbst schon ein Gas absorbirt, so wird ein Theil des letzteren ausgeschieden und dafür ein Theil von dem umgebenden Gas aufgenommen. Die quantitativen Verhältnisse dieser Abgabe und Aufnahme richten sich nach den Absorptionscoëfficienten. Ammoniak und Kohlensäure werden daher in grösster Menge von der Membran aufgenommen, in geringerer Menge Sauerstoffgas und in geringster Stickstoff- oder Wasserstoffgas.

Die Absorptionscoëfficienten der wichtigsten hier in Betracht kommenden Gase sind folgende: Sauerstoff = 0,046, Stickstoff = 0,025, Kohlensäure = 1, Ammoniak = 500. Es bedeuten diese Zahlen diejenigen Volumina Gas, welche von 1 Volum Wasser bei 0° C. und 760 mm. Quecksilberdruck aufgenommen werden. Mit steigender Temperatur verringert sich das Absorptionsvermögen.

Wenn zwei Gase durch eine feuchte Membran getrennt sind, so setzt sich der ganze Austausch aus zwei Absorptionsvorgängen zusammen, und es kann dann, je nach den Absorptionscoëfficienten der angewandten Gase der überwiegende Diffusionsstrom gerade in entgegengesetzter Richtung erfolgen als bei der Diffusion durch trockene poröse Scheidewände. So strömt, wenn man Kohlensäure und Wasserstoff durch eine trockene poröse Wand getrennt hat, der Wasserstoff schneller zur Kohlensäure als die Kohlensäure zum Wasserstoff. Wenn man aber beide durch eine feuchte Membran getrennt hat, so strömt umgekehrt die Kohlensäure wegen ihres grössern Absorptionscoëfficienten schneller zum Wasserstoff. Hängt man also z. B. eine mit Wasserstoff gefüllte feuchte Blase in einem mit Kohlensäure gefüllten Gefäss auf, so platzt die Blase, wie Soemmering zuerst beobachtet hat, sehr bald in Folge des rascheren Einströmens der Kohlensäure.

B. Der chemische Stoffwechsel der Zelle.

§. 40. Beschaffenheit der chemischen Processe in der Pflanzen- und Thierzelle.

Unsere Kenntnisse über den chemischen Stoffwechsel der Zelle sind noch äusserst mangelhaft. Wir können auf denselben schliessen theils aus den chemischen Metamorphosen, welche die Zelle selbst allmälig erfährt, theils aus den Stoffen, welche sie aufnimmt und ausscheidet.

Die chemischen Veränderungen, welche die Bestandtheile der Zelle erfahren, sind theils Oxydations- theils Reductionsprocesse theils einfache Spaltungen. Unter diesen Veränderungen überwiegen in der Pflanzenzelle die Reductionsprocesse, in der Thierzelle die Oxydations-

processe. In Bezug auf ihr Resultat aber können wir alle chemischen Processe, deren Heerd die Zelle ist, trennen in Vorgänge der Assimilation und in Vorgänge der Zersetzung. Die Pflanze ist vorwiegend assimilirender Organismus, das Thier vorwiegend zersetzender Organismus.

Die Producte, welche durch die Oxydationen und Reductionen gebildet werden, entstehen nicht bloss durch die Sauerstoffsaufnahme und Sauerstoffabgabe der Zellenbestandtheile, namentlich also der Eiweisskörper, die anfänglich fast allein die Zelle zusammensetzen, sondern sie entstehen auch, indem der Sauerstoff sich direct mit andern von aussen aufgenommenen Stoffen verbindet oder aus ihnen austritt. Diese directe Bildung zuvor nicht vorhanden gewesener Zellenbestandtheile aus den von aussen aufgenommenen Nahrungsstoffen geschieht aber jedenfalls unter dem Einfluss der die Zelle schon zusammensetzenden Stoffe, namentlich der Eiweisskörper, da unter andern Umständen die aufgenommenen Stoffe sich nicht in der gleichen Weise verbinden. Am intensivsten geschieht diese directe Erzeugung der Zellenbestandtheile in der Pflanze. Die Pflanzenzelle nimmt Kohlensäure auf und bildet daraus die den Vegetabilien eigenthümlichen stickstofffreien Säuren, wie die Oxalsäure, Aepfelsäure, Citronensäure u. s. w. Wahrscheinlich entstehen unmittelbar aus diesen Säuren der Zucker, das Stärkmehl, das Gummi, die Cellulose. So können alle stickstofffreien Bestandtheile der Pflanze direct aus der Kohlensäure und dem Wasser, welche die Pflanze aufnimmt, abgeleitet werden. Die stickstoffhaltigen Bestandtheile fordern ausserdem noch das Hinzutreten des Ammoniak. Für alle Stoffe, welche die Pflanzenzelle erzeugt, bilden daher die Stoffe die sie aufnimmt, Kohlensäure, Ammoniak und Wasser, die Grundtypen. Auf die Kohlensäure lassen sich die organischen Säuren, auf das Ammoniak lassen sich die organischen Basen zurückbeziehen, und dem Wasser entsprechen die indifferenten Verbindungen. Doch scheinen die letzteren sehr häufig aus Säuren oder aus Basen hervorzugehen.

Folgende Formeln verdeutlichen die Beziehungen der Kohlensäure zu einigen organischen Säuren:

$$2\ (C\ O_2) - O = C_2\ O_3 \text{ (Oxalsäure)},$$

$$2\ (C_2\ O_3) + 2\ H - 2\ O = C_4\ H_2\ O_4 \text{ (Aepfelsäure)}.$$

Die Kohlenhydrate, die erfahrungsgemäss in der Pflanze allmälig auf Kosten der organischen Säuren zunehmen, können aus diesen nur durch eine weitere Reduction entstanden sein, da sie H und O in demselben Verhältniss wie im Wasser enthalten, während in den Säuren dazu noch eine gewisse Menge überschüssigen Sauerstoffs hinzukommt. Die letzte Reductionsstufe bilden die an Sauerstoff am meisten verarmten Fette und ätherischen Oele, aus welchen letzteren wieder durch Oxydation die Harze hervorgehen. Noch weit weniger aufgeklärt ist es, wie die stickstoffhaltigen Basen und Säuren des Pflanzen- und Thierleibes entstehen. Während die Pflanzenbasen oft wahrscheinlich unter directer Betheiligung des aufgenommenen Ammoniak sich bilden, sind im Thierkörper die ent-

sprechenden Verbindungen entschieden als Zersetzungs- und Oxydationsproducte der Eiweisskörper zu betrachten. Je weiter man übrigens in der Reihe der Umwandlungen geht, um so weniger können dieselben überhaupt aus einer directen Zersetzung der von aussen aufgenommenen Stoffe allein erklärt werden, um so mehr ist es nöthig Veränderungen in den Stoffen, welche die Zelle ursprünglich zusammensetzen, namentlich den Eiweisskörpern, mit zu Hülfe zu nehmen. Eine Bestätigung hiezu bildet es, dass in der Pflanzenzelle die ursprünglich vorhandenen Eiweisskörper oft gänzlich aufgebraucht werden; in der Thierzelle erhalten sie sich, aber nur auf dem Weg der Restitution durch die Ernährung.

Da die Zusammensetzung der Zelle während der Dauer ihres Bestehens nicht unbeträchtliche Aenderungen erfährt, und da die Bestandtheile der Zelle auf die Umwandlungen, welche die von ihr aufgenommenen Stoffe erfahren, immer vom wesentlichsten Einflusse sind, so sind auch die chemischen Producte, die von der Zelle erzeugt werden, verschieden je nach der Bildungsstufe, auf welcher sie sich befindet. So ist vor Allem zur Erzeugung der Eiweisskörper nur die jugendliche Zelle befähigt. In der Pflanzenzelle hört daher diese Erzeugung meist schon sehr frühe auf, es sind immer nur die jugendlichsten, in der Knospung begriffenen Zellen des Pflanzenorganismus, in welchen neues Protoplasma entsteht. In den meisten thierischen Zellen, die ja überhaupt längere Zeit ihrem Ursprungszustand nahe bleiben, geschieht dagegen diese Erzeugung fast während des ganzen Lebens, doch hört sie auch hier in denjenigen Zellen auf, die sich beträchtlicher chemisch verändert haben, deren Inhalt z. B. zu Hornsubstanz oder zu Fett geworden ist. Die Erzeugung von Eiweisskörpern durch die Zelle ist also unbedingt an die Zeit gebunden, in welcher der Zelleninhalt selbst noch aus Eiweisskörpern besteht. Sie fällt daher vorzugsweise unter den Begriff der A s s i m i l a t i o n. Wenn aber die Fähigkeit der Bildung von Eiweisskörpern durch Assimilation in der Thierzelle eine viel längere Zeit andauert, so geschieht sie dagegen in der Pflanzenzelle weit energischer. Die Thierzelle pflegt nur solche Stoffe zu assimiliren, die ihr schon in der Zusammensetzung nahe verwandt sind. Die Pflanzenzelle dagegen erzeugt bei ihrem Wachsthum und ihrer Fortpflanzung eine grosse Menge neuen Protoplasmas, ohne dass ihr andere Stoffe von aussen zugeführt werden als Kohlensäure, Wasser und Ammoniak. Die jugendliche, von Eiweisssubstanzen erfüllte Zelle besitzt also die Fähigkeit, durch die Aufnahme jener drei Stoffe der unorganischen Natur ihren Eiweissgehalt beträchtlich zu vermehren und dadurch zu wachsen und sich fortzupflanzen. Ob diese Assimilation durch directe Aneignung der Elemente Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff und Stickstoff aus jenen drei Körpern geschieht, oder ob dabei zuerst Uebergangsverbindungen gebildet werden, ist ungewiss.

Die einzigen Stoffe, von denen man vermuthen könnte, dass sie Uebergangsglieder darstellen zwischen der Kohlensäure und dem Ammoniak einerseits und den Eiweisskörpern anderseits, sind die organischen Basen in ihren Verbindungen

mit Pflanzensäuren. Dass diese Verbindungen in der That oft aus pflanzensauren Ammoniaksalzen hervorgehen, ist wahrscheinlich. Anderseits spricht jedoch gegen diese Bedeutung der organischen Pflanzenbasen ihre ausserordentlich geringe Verbreitung sowie ihr häufiges Vorkommen in Zellen, die kein Protoplasma mehr führen. Die stickstoffhaltigen Basen und Säuren des Thierreichs haben jedenfalls nur die Bedeutung von Zersetzungsproducten der Eiweisskörper. Während die Bildung der letzteren in der Pflanzenzelle auf einer Reduction beruht, insofern die aufgenommene Kohlensäure und das aufgenommene Wasser beträchtlich von ihrem Sauerstoffgehalt verlieren müssen, besteht die Ueberführung in jene Zersetzungsproducte durch die Thierzelle in einer Oxydation, da die hierbei erzeugten Stoffe an Sauerstoff beträchtlich reicher sind als die Eiweisskörper.

§. 41. Bedeutung der Eiweisskörper für den Chemismus der Zelle.

Die Eiweisskörper, welche die Zelle enthält, wirken nach dem Vorangegangenen 1) assimilirend, d. h. sie bewirken die Umwandlung gewisser aus den gleichen Elementen zusammengesetzter Körper in Eiweisskörper, und sie wirken 2) zersetzend auf andere, namentlich stickstofffreie Stoffe, die mit ihnen in Berührung kommen. Im letzteren Fall spielen die Eiweisskörper wahrscheinlich die Rolle der Gährungserreger oder Fermente, d. h. während sie selbst unter Sauerstoffaufnahme in Zersetzung befindlich sind, veranlassen sie, dass organische Substanzen, mit denen sie in Berührung kommen, entweder unmittelbar oder gleichfalls nach vorhergegangener Sauerstoffaufnahme in einfachere Bestandtheile zerfallen, ohne dass dabei von den Fermenten Atome an die zerfallenden Substanzen übergehn. Man bezeichnet hierbei die ohne Sauerstoffaufnahme geschehende Zersetzung als Gährung im engeren Sinne, die mit Sauerstoffaufnahme geschehende aber als Verwesung. Die assimilirende wie die zersetzende Wirkung der Eiweisskörper, kann man sich erklären, wenn man voraussetzt, dass dieselben nicht vollkommen feste chemische Verbindungen sind, sondern dass sie leicht weitere Atome aufnehmen und ebenso leicht Atome abgeben, ohne ihre chemischen Eigenschaften merklich zu verändern.

Aus der assimilirenden Wirkung der Eiweisskörper erklärt sich der fortwährende Ersatz, den die Zelle aus den Eiweisssubstanzen der Nahrung bezieht. Theils aus der eigenen Zersetzung der Eiweisskörper aber, theils aus der zersetzenden Wirkung, die sie auf andere, stickstofffreie Substanzen ausüben, erklärt sich das Auftreten der meisten stickstofffreien Körper, welche in die Zusammensetzung der Zelle eingehen; von letzteren wird nur ein Theil direct von aussen aufgenommen, ein anderer Theil bildet sich innerhalb der Zelle aus den stickstoffhaltigen Bestandtheilen; namentlich aber müssen die allmäligen Umwandlungen, welche die stickstofffreien Zellenbestandtheile in progressiver und in regressiver Richtung erfahren, aus der Fermentwirkung der Eiweisskörper erklärt werden. In progressiver Richtung bildet so die Pflanzenzelle aus

Kohlensäure und Wasser die Kohlenhydrate und Fette, in regressiver Richtung lässt die Thierzelle ihre Kohlenhydrate und Fette unter Sauerstoffaufnahme wieder in Kohlensäure und Wasser zerfallen.

Wir denken uns hiernach die assimilirende Wirkung der Eiweisskörper so, dass z. B. das in einer Pflanzenzelle enthaltene Eiweiss Wasser, Kohlensäure und Ammoniak absorbirt und dann den Ueberschuss der Sauerstoff- und Wasserstoffatome, der nicht verwendet werden kann, als Sauerstoffgas und als Wasser wieder abgibt. Dagegen können von den Eiweisskörpern der Thierzelle die Atome, aus denen sie selbst besteht, in einer Form aufgenommen werden, die keine erhebliche Zersetzung und Ausscheidung von Zersetzungsproducten nöthig macht. Worauf es beruht, dass die Eiweisskörper nur in der lebenden Pflanzen- und Thierzelle zu diesem Assimilationsprocesse befähigt sind, ist noch ungewiss.

Aus dem Organismus genommen erfahren die Eiweisskörper bei dem Vorhandensein von Sauerstoff und Wasser eine allmälige Zersetzung, die man als Fäulniss bezeichnet. Einen geringeren Grad dieser Zersetzung zeigen die Eiweisskörper schon innerhalb des Organismus, doch werden hier die Zersetzungsproducte immer rasch wieder durch den mechanischen Stoffaustausch entfernt, und wird der erlittene Verlust durch die Assimilation wieder gedeckt. Der Anfang der Zersetzung besteht immer in einer Aufnahme von Sauerstoff und in einer Abgabe von Kohlensäure. Alle Albuminsubstanzen absorbiren, wenn sie im feuchten Zustand mit Sauerstoff in Berührung gebracht werden, diesen und lassen dafür Kohlensäure entweichen. Bei der weiteren Zersetzung treten neben der Kohlensäure namentlich die flüchtigen Fettsäuren (Buttersäure, Baldriansäure u. s. w.) auf, es entwickelt sich freies Wasserstoffgas und Schwefelwasserstoffgas, der Stickstoff der organischen Substanzen entweicht als Ammoniak. Unter gewissen noch nicht näher bekannten Umständen kommt der Stickstoffgehalt in der Form von organischen Basen, namentlich von Leucin und Tyrosin, aus denen später Ammoniak sich bildet, zum Vorschein; diese letztere Richtung des Zersetzungsprocesses ist es, die sich der Zersetzung innerhalb des Organismus mehr annähert.

Wenn solche unter dem Einfluss von aufgenommenem Sauerstoffgas in innerer Zersetzung ergriffene Eiweisskörper mit andern Substanzen in Berührung kommen, so veranlassen sie sehr häufig in diesen ebenfalls eine Zersetzung, ohne dass sie anscheinend eine directe chemische Wirkung auf dieselben ausüben. So zerfallen die Atome des Traubenzuckers unter dem Einfluss der Hefe unmittelbar in die Atome der Kohlensäure und des Alkohols, ohne dass dabei etwas von der Hefe zu dem Zucker hinzugetreten oder ihm durch sie etwas entzogen wäre. Aus diesem Grunde hat Liebig*) die Gährung als einen Vorgang definirt, bei welchem die innere Zersetzung des einen Körpers auf einen zweiten Körper hinüberwirkt und in ihm gleichfalls eine innere Zersetzung veranlasst, ohne dass dabei irgend ein Austausch zwischen den Bestandtheilen beider Körper stattfände. Diese Hypothese nimmt augenscheinlich nur auf die Endproducte der Gährungen Rücksicht, und es lässt sich überdies für sie keine Analogie aus dem ganzen Gebiet der chemischen Thatsachen beibringen. Wenn wir uns aber daran erinnern, dass die Eiweisskörper, welche allgemein die Rolle der Fermente spielen, sehr geneigt sind, weitere Atome oder Atomgruppen ihrer Bestandtheile aufzunehmen und wieder abzugeben, so können wir darauf eine Erklärung der Gährungserscheinungen gründen, die in zahlreichen andern Erscheinungen ihre Ana-

*) Liebig, chemische Briefe. 4. Aufl., Bd. 1.

logieen findet, und die namentlich auch die Erscheinungen der Assimilation und der Zersetzung durch Gährung unter denselben Gesichtspunkt bringt. Wir können nämlich, auf jene Eigenschaft gestützt, annehmen, dass den Fermenten eine übertragende Rolle zukommt, dass sie leicht entweder aus dem gährungsfähigen Stoff gewisse Atome aufnehmen und solche wieder entlassen oder den Sauerstoff der Luft zuerst aufnehmen und ihn dann an die gährungsfähige Substanz abgeben. Das erstere geschieht bei der eigentlichen Gährung, das letztere bei der Verwesung. Bei der Gährung des Zuckers können wir uns z. B. vorstellen, dass die Hefe immer aus 1 Atom Traubenzucker 4 Atome Kohlensäure aufnimmt, die sie aber alsbald wieder abgibt, so dass sie, ohne selbst verändert zu werden, je 1 Atom Zucker in 2 Atome Alkohol und 4 Atome Kohlensäure zerlegt. Hieraus erklärt es sich dann leicht, dass eine sehr kleine Menge eines Fermentes eine fast unbegrenzte Quantität gährungsfähiger Substanz zu zerlegen vermag. In ganz ähnlicher Weise wirken die Fermente bei der Verwesung. Die Cellulose z. B. kann nicht verwesen. In der Natur aber ist sie immer mit stickstoffhaltigen Substanzen imprägnirt, die bei der Gegenwart von Wasser die Rolle der Verwesungsfermente übernehmen: sie absorbiren Sauerstoff aus der Luft und geben ihn an die Cellulose ab, die hierdurch einen langsamen Verbrennungsprocess durchmacht. Diese Verwesungsfermente verhalten sich ähnlich dem Platinmoor: das fein vertheilte Platin hat die Neigung sich an der Luft zu oxydiren, gibt aber sehr gern den aufgenommenen Sauerstoff wieder ab, so dass es bei gewöhnlicher Temperatur die Verbindung einer unbegrenzten Menge Sauerstoffs mit Wasserstoff bewirken kann, ohne selbst irgend eine bleibende Veränderung zu erfahren. Ein ähnliches Beispiel bietet die Ueberführung der schwefligen Säure in Schwefelsäure bei der Schwefelsäuredarstellung. Die hierbei benützte Untersalpetersäure restituirt sich immer wieder durch neue Sauerstoffaufnahme aus der Luft. Indem sie so nur die Uebertragung des Sauerstoffs an die schweflige Säure vermittelt, wirkt sie offenbar nach der Analogie eines Verwesungsfermentes.

Den stickstofffreien Bestandtheilen der Zelle gegenüber spielen die in der Zelle enthaltenen Eiweisskörper ohne Zweifel die Rolle der Fermente. So allein vermögen wir es uns zu erklären, dass alle stickstofffreien Bestandtheile der Pflanzenzelle aus dem Wasser und der Kohlensäure, welche die Zelle aufnimmt, abgeleitet werden können, und dass doch ausserhalb der Zelle ähnliche chemische Umwandlungen jener Körper niemals eintreten. Es wird also nach dieser Hypothese z. B. das Eiweiss je zwei Atomen aufgenommener Kohlensäure 1 Atom Sauerstoff entziehen und diesen wieder an die Luft abgeben, während 1 Atom Oxalsäure zurückbleibt ($2(CO_2) - O = C_2 O_3$), oder es wird etwa das Eiweiss 2 Atomen Weinsäurehydrat 4 Atome Kohlensäure und 4 Atome Sauerstoff entziehen, die es nach aussen oder an andere Körper abgibt, während 1 Atom Traubenzucker zurückbleibt ($2 (C_8 H_6 O_{12} = C_{12} H_{12} O_{12} + 4 (C O_2) + 4 O$). Um eine Vorstellung davon zu bekommen, wie complicirt der chemische Stoffwechsel der Zelle ist, muss man erwägen, dass Vorgänge dieser Art hier immer vielfach neben einander vorkommen, da die zahlreichen stickstofffreien wie stickstoffhaltigen Bestandtheile der Zelle fortwährend sämmtlich in derartigen Umwandlungen begriffen sind. Diese äusserste Verwicklung der Vorgänge macht es erklärlich, dass auch das Wenige was wir anzugeben wissen noch in vielen Punkten sehr hypothetisch ist. Uebrigens ist leicht ersichtlich, dass unsere Hypothese über die Ursache der Gährungserscheinungen gerade die chemischen Processe im Organismus wenigstens im Allgemeinen sehr klar zu veranschaulichen vermag.

2. Die Bewegungserscheinungen der Zelle.

§. 42. Die Protoplasmabewegungen.

Eine grosse Anzahl von Zellen ist während einer gewissen Zeit ihres Lebens zu selbstständigen Bewegungen befähigt, d. h. zu Bewegungen, die ihren nächsten Grund in inneren, an die besondere stoffliche Zusammensetzung der Zelle gebundenen Vorgängen haben. Alle Bewegungen, die in der Schwere, in der Eintrocknung, kurz in äussern Einwirkungen ihren nächsten Grund haben, und die in ähnlicher Weise jeder Körper zeigen kann, sind daher hier ausgeschlossen. Jene selbständigen Bewegungen der Zelle gehen hauptsächlich von dem Inhalt derselben aus, es ist namentlich das Protoplasma, das sehr häufig bewegungsfähig ist oder, wie in den Muskeln, eine aus dem Protoplasma hervorgegangene Substanz; seltener sind es besondere Fortsätze der Zellenmembran (Cilien, Wimperhaare), die als Bewegungsorgane der Zelle dienen.

Bei mehreren einzelligen Algen, nämlich bei den Diatomeen und Desmidiaceen, bewegt sich die ganze Zelle, aus der die Pflanze besteht. Diese Bewegung ist ein langsames Vor- und Zurückgehen in der Richtung des Längsdurchmessers, ohne dass dabei die Alge irgend eine Formveränderung erfährt. Aehnlicher Art sind die Bewegungen der Oscillatorien sowie die Reizbewegungen der Mimosen. Die Ursachen dieser Bewegungen sind noch nicht aufgeklärt.

Die Reizbewegungen der Mimose haben, wie Brücke gezeigt hat, ihren Grund in einer Elasticitätsveränderung der Gelenkwülste. Das Blatt der Mimose senkt sich in Folge der Reizung nämlich desshalb, weil die obere Seite des Gelenks erschlafft. Die Ursache dieser Erschlaffung sucht Brücke in einem Austreten des Zellsaftes in die Intercellularräume, eine Erklärung, die jedoch desshalb unstatthaft ist, weil in den Gelenkwülsten der Mimose gar keine Intercellularräume vorkommen. Es müsste also statt dessen ein Austreten des Zellsaftes in entferntere Zellen angenommen werden, um Brücke's Hypothese aufrecht zu halten *).

Wie bei den eben genannten Bewegungserscheinungen bleibt auch bei der Bewegung des Protoplasmas die einzelne Pflanzenzelle in ihrer äusseren Form unverändert; zugleich aber führt hierbei die Zelle auch keinerlei Ortsbewegungen aus. Die Protoplasmabewegung geht bloss innerhalb der Zelle vor sich; sie ist theils dadurch sichtbar, dass das Protoplasma, welches nur einen Theil des Zelleninhaltes bildet, manchfach seine Gestalt verändert, theils dadurch dass die Protoplasma-

*) Brücke, Müller's Archiv 1848.

bewegungen auf die feinen, stark lichtbrechenden Körnchen, welche das Protoplasma enthält, sich übertragen.

In den meisten Pflanzenzellen ist die Protoplasmabewegung eine bald vorübergehende Erscheinung, da das Protoplasma selbst gewöhnlich bald verschwindet. Nur zuweilen erhält sich mit dem Protoplasma die Bewegung auch in der erwachsenen Zelle, z. B. in den Brennhaaren der Nesseln, in den Haaren der Kürbisarten, in manchen Blattzellen u. s. w.

Die Bewegung des Protoplasmas wird deutlicher, wenn dasselbe schon an Masse abgenommen hat und nicht mehr den ganzen Inhalt der Zelle erfüllt. Es bleibt dann meistens noch in dickerer Schichte an der Innenfläche der Cellulosewand angehäuft, und es setzen sich nur einzelne Fäden, die theils sich verästeln, theils mit einander anastomosiren, in die Zellenhöhle hinein fort. An diesen Fäden beobachtet man hauptsächlich die Bewegung des Protoplasmas. Die Bewegung selbst aber ist eine doppelte: erstens eine Bewegung der hyalinen Grundsubstanz des Protoplasmas und zweitens eine Bewegung der feinen aus Amylum bestehenden Körnchen, welche in der Grundsubstanz eingebettet liegen. Dass die Grundsubstanz sich bewegt, und dass nicht bloss die Körnchen in Bewegung begriffen sind, beweisen die Formveränderungen, die jene erfährt. Man beobachtet zuweilen, dass einzelne Fäden des Protoplasmas sich verdicken oder dünner werden, oder dass gar aus einem Faden ein neuer hervortritt, der sich zuweilen noch weiter verästelt. Die Körnchenbewegungen gehn scheinbar ziemlich unabhängig von diesen Bewegungen der Grundsubstanz vor sich. Die Körnchen bewegen sich zuweilen mit ungleicher Geschwindigkeit, zuweilen in entgegengesetzter Richtung. Dennoch ist es wahrscheinlich, dass die Körnchen ihre Bewegung von der Grundsubstanz mitgetheilt erhalten: ihre grössere Geschwindigkeit erklärt sich daraus, dass sie vorwiegend in den flüssigeren Theilen der Grundsubstanz eingebettet liegen, während die festeren Theile derselben mehr homogen sind; die Unregelmässigkeit in der Richtung ihrer Bewegung spiegelt wahrscheinlich nur die Unregelmässigkeit der Bewegung des ganzen Protoplasmas, die aber an der Grundsubstanz nicht so deutlich verfolgt werden kann.

Die Verschiedenheiten, die in der Bewegung der Grundsubstanz und der Körnchen wahrzunehmen sind, haben Brücke veranlasst beide Bewegungen vollständig von einander zu trennen. Nach ihm sollen die Körnchen in einer wahren Flüssigkeit suspendirt sein, die von einer festeren contractilen Rinde in Bewegung gesetzt werde. Dagegen lässt die Beobachtung jener Fälle, wo die Körnchenschichte selber die Rinde bildet, wie sie bei den Thieren zuweilen vorkommen, kaum zweifelhaft, dass die weichere Substanz, in welcher die Körnchen liegen, gleichfalls contractionsfähig ist, dass sie also nur durch ihre geringere Consistenz von der festeren hyalinen Grundsubstanz sich unterscheidet *).

*) Brücke, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, 1862, Bd. 46. Heiden-

Die grösste Verwandschaft mit diesen Bewegungen des Protoplasmas der Pflanzenzelle haben diejenigen Bewegungen, die häufig an dem Protoplasma der Thierzelle zu beobachten sind. Sie werden bei allen jenen Thieren gefunden, deren Bildungszellen sich nicht zu scharf geschiedenen Geweben weiter entwickelt haben, sondern als hüllenloses Protoplasma mit einander verschmolzen sind, also bei den Polypen, Quallen, Rhizopoden, Infusorien. Unter diesen Thieren sind es namentlich die Rhizopoden, deren weiche Leibesmasse sich in Bezug auf ihre Bewegung und in Bezug auf die Momente, welche die Bewegung beeinflussen, durchaus ähnlich dem Protoplasma der Pflanzen verhält. Nur in einem Punkte besteht zwischen beiden ein augenfälliger Unterschied: in der Pflanzenzelle bleibt die Bewegung des Protoplasmas stets eine innere, sie veranlasst niemals äussere Formänderungen der Zelle; die Bewegungen des thierischen Protoplasmas dagegen treten unmittelbar nach aussen. Dieser Unterschied liegt darin begründet, dass die Cellulosemembran als feste Wandung die Pflanzenzelle umschliesst, während die thierische Zellenmembran weich ist oder gänzlich fehlt.

Bei den Rhizopoden, deren ganzen Leib man als zusammengesetzt aus Protoplasma betrachten kann, ist in Folge der unaufhörlichen Beweglichkeit desselben gar keine feste Leibesform vorhanden. Fortwährend strecken diese Thiere Fortsätze nach aussen und ziehen die ausgestreckten Fortsätze wieder in die Leibesmasse zurück. (Fig. 13, a und b, zeigt z. B. die Gestaltveränderungen einer Amöbe.) Manchmal können einzelne diesser Fortsätze, die man als Scheinfüsse (Pseudopodien) bezeichnet, mit einander verschmelzen; doch verschmelzen immer nur solche Scheinfüsse die dem nämlichen Thier angehören.





Fig. 13.

Man kann an dem Protoplasma der Rhizopoden ähnlich wie an demjenigen der Pflanzenzelle eine homogene Grundsubstanz und zahlreiche wahrscheinlich fetthaltige Körnchen unterscheiden, und auch hier beobachtet man neben der Bewegung der Grundsubstanz eine scheinbar selbständige Bewegung der Körnchen innerhalb derselben. Wie in der Pflanzenzelle ist das Protoplasma da wo es eine dichtere Beschaffenheit annimmt fast ganz frei von Körnchen: in den meisten Fällen bedeckt eine festere hyaline Grenzschichte das körnerreiche Innere, manchmal aber ist das letztere auch aussen auf den festeren hyalinen Kern aufgelagert. Während bei den Rhizopoden überhaupt beide Substanzen noch wenig sich in ihrer Consistenz unterscheiden, wird die hyaline Grenzschicht bei den übrigen Amorphozoen, namentlich bei den Infusorien und Polypen, zu einer hautartigen Körperbedeckung.

Bei allen Thieren gibt es einzelne Zellen, die eine ähnliche Con-

---

hain, Studien des physiologischen Instituts zu Breslau, Heft 1. Schultze, das Protoplasma. Leipzig 1863.

tractilität besitzen. So sind an dem unbefruchteten Ei einiger Säugethiere selbständige Bewegungen beobachtet worden. Die Pigment führenden Bindegewebszellen mancher Thiere zeigen Gestaltveränderungen, eben solche hat man an den Drüsenzellen der Leber gesehen. Die farblosen Zellen (Lymphzellen) des Blutes zeigen sehr langsam geschehende Gestaltveränderungen, die mit den Gestaltveränderungen einer Amöbe (Fig. 13) die grösste Aehnlichkeit haben. Alle diese Bewegungen geschehen an weichen, meist membranlosen Zellen, und sie sind nach allen Erscheinungen mit den Protoplasmabewegungen identisch *).

Die hauptsächlichste Verwandtschaft zeigen das pflanzliche und thierische Protoplasma in ihrem Verhalten gegenüber den verschiedensten physikalischen und chemischen Agentien. Unter den ersteren sind es mechanische Einwirkungen, Schwankungen der Temperatur, die Lichtbestrahlung und die Einwirkung der Elektricität, welche auf die Protoplasmabewegungen von Einfluss sind. Namentlich bewirkt erhöhte Wärme zunächst eine bedeutende Beschleunigung der Körnchenbewegung, so dass die Bewegung sich auf mehr als das Doppelte ihrer Geschwindigkeit steigern kann. Bei noch weiterer Erhöhung der Temperatur nimmt dann die Bewegung wieder ab und hört endlich bei 43 bis 48° C. gänzlich auf, indem das ganze Protoplasma unter Gerinnungserscheinungen in Ruhe kommt. Noch lange bevor dieser Stillstand der Körnchenbewegung erfolgt, bei 35—38° C., ziehen die Rhizopoden ihre Scheinfüsse zurück und kugeln sich zusammen, ohne jedoch bei dieser Temperatur schon abzusterben.

Bei gewöhnlicher Temperatur ist die Bewegung des Protoplasmas eine sehr langsame. Sie beträgt bei den Pflanzen nach H. Mohl zuweilen, wenn sie schnell ist, $^1/_{500}$—$^1/_{750}$''' in der Secunde. oft sinkt sie aber auch bis auf $^1/_{2000}$''' und darunter, so dass sie gar nicht mehr unmittelbar wahrgenommen werden kann. Im thierischen Protoplasma hat die Bewegung meistens eine grössere Geschwindigkeit, dagegen kann sie durch Erhöhung der Temperatur weniger gesteigert werden, so dass die überhaupt erreichbare Grenzgeschwindigkeit bei Thieren und Pflanzen nahezu die nämliche, ungefähr $^1/_{250}$''' in einer Secnnde, ist. Der Körper der Rhizopoden stirbt bei minder hoher Temperatur ab. als das Protoplasma der Pflanzenzellen, ersterer schon bei 43° C., letzteres erst bei ungefähr 45° C.

Aehnlich der Wärme wirkt das Licht als Bewegungsursache. Bis jetzt ist dieser Einfluss des Lichtes nur bei den Pflanzen nachgewiesen. Es gehören hierher namentlich die Bewegungen des Einschlafens und Erwachens der Pflanzen. Die Bewegung des Einschlafens besteht bald

*) Ueber die Contractilität der farblosen Blutzellen vergl. Lieberkühn, Müllers Archiv, 1854, über contractile Leberzellen Leukart, die Blasenbandwürmer, Giessen 1856, S. 121, über contractile Säugethiereier Pflüger, die Eierstöcke der Säugethiere, Leipzig 1863, S. 51, über contractile Pigmentzellen Brücke, Denkschriften der Wiener Akademie, Bd. 4.

in einer Hebung bald in einer Senkung des Blatts, zuweilen auch in einem Zusammenfalten desselben. Allgemein zeigen die Blätter während des Schlafes eine geringere Ausbreitung als während des Wachens. Dass diese Veränderungen lediglich vom Lichte herrühren, lässt sich durch die künstliche Bestrahlung der Blätter beweisen.

Ohne Zweifel muss auch der Einfluss des Lichtes auf das Wachsthum der Pflanzen hierher gerechnet werden. Wenn man eine Pflanze nur von einer Seite her vom Lichte bestrahlen lässt, so wird sie dadurch aus ihrer normalen Wachsthumsrichtung gebracht, und zwar bekommt der Stengel nebst den grünen Theilen der Pflanze die Neigung sich dem Lichte zuzuwenden, während sich umgekehrt die Wurzel vom Lichte wegwendet. Dass diese Bewegungserscheinungen sowie die Bewegungen des Schlafens und Wachens durch das Protoplasma bedingt sind, dafür spricht, dass sie vorwiegend leicht an jungen Pflanzen und Pflanzentheilen eintreten, doch ist der Beweis allerdings noch nicht geliefert. Von den verschiedenen Strahlen des Sonnenspectrums sollen die blauen auf diese Wachsthumsbewegungen den intensivsten Einfluss äussern.

Schwache elektrische Ströme pflegen ohne allen Einfluss auf die Bewegung des Protoplasmas zu sein, sehr starke Ströme vernichten die Bewegung unter ähnlichen Erscheinungen, wie sie bei der Einwirkung hoher Temperaturgrade eintreten. Die Körnchenbewegung wird zunächst verlangsamt und dann gänzlich sistirt. Die Protoplasmafäden der Pflanzenzelle werden unter dem Einfluss starker Ströme varicös, die Scheinfüsse der Rhizopoden ziehen sich zurück.

An den Filamenten der Centaurea hat jedoch Cohn einen Einfluss des elektrischen Stromes beobachtet, der vollkommen dem Einfluss desselben auf die Muskelsubstanz der Thiere zu entsprechen scheint. Bei schwächeren Strömen tritt hier eine kurz verlaufende Zuckung ein, starke Ströme vernichten die Reizbarkeit, indem sie eine Zusammenziehung veranlassen, die nach dem Aufhören des Stromes nicht mehr schwindet *).

Die meisten chemischen Agentien wirken störend und selbst zerstörend auf die Protoplasmabewegungen ein. In destillirtem Wasser zerfliessen nach längerer Einwirkung die Protoplasmafäden. In verdünnten Säuren erstarrt das Protoplasma, indem seine Bewegung plötzlich gehemmt wird; in concentrirteren Säuren wird die Substanz theilweise gelöst, theilweise schrumpft sie. Ganz ähnlich ist die Wirkung der Alkalien.

In allen diesen Beziehungen, gegenüber den physikalischen wie den chemischen Agentien, verhält sich die Protoplasmabewegung der Thiere vollkommen ebenso wie die Protoplasmabewegung der Pflanzen. Da sie überdies in allen ihren wesentlichen Merkmalen übereinstimmen, und da sich ein wesentlicher Unterschied in der chemischen Zusammensetzung des Pflanzen- und Thierprotoplasmas nicht auffinden lässt, so müssen offenbar beide

---

*) Cohn, Jahresbericht der schlesischen Gesellschaft, 1861.

Bewegungen als identisch betrachtet werden. Als das charakteristische der Protoplasmabewegungen können wir hiernach feststellen, dass sie Bewegungen sind, die theils ohne sichtliche Wirkung von aussen, theils unter dem Einfluss bestimmter äusserer Einwirkungen (mechanischer Einwirkungen, der Wärme, des Lichtes, der Elektricität) eintreten, und welche in Formveränderungen der Protoplasmasubstanz bestehen. Man bezeichnet jene äusseren Agentien, welche entweder erloschene Bewegungen anzufachen oder bereits bestehende Bewegungen zu verstärken vermögen, als Reize, und die Eigenschaft des Protoplasmas durch diese Reize in Bewegung zu gerathen nennt man Reizbarkeit oder Irritabilität. Nach seinem Vorkommen zeigt das Protoplasma in seinem Verhalten gegen Reize einige Unterschiede. Bald scheint die Wärme, bald das Licht, bald die Elektricität ein wirksamerer Reiz zu sein. Im Allgemeinen aber sind Wärme und Licht die Hauptbewegungsmittel des Protoplasmas, und unterscheidet sich dasselbe hierdurch von den übrigen irritablen Substanzen, namentlich von der Muskelfaser, für welche der elektrische Strom den wirksamsten Reiz bildet.

§. 43. Die Flimmerbewegungen.

Ein eigenthümliches, zumeist auf das Thierreich beschränktes Phänomen sind die Flimmerbewegungen. Die Flimmerhaare oder Cilien, die der Sitz dieser Bewegungen sind, finden sich meist als Auswüchse von Epithelialzellen. Zellen von mehr oder weniger cylindrischer Form sind auf ihrer breiten, nicht festsitzenden Seite mit den Cilien besetzt. (Fig. 14). Die Flimmerepithelien kommen bei allen Wirbelthieren und den meisten Wirbellosen vor. Bei den Wirbelthieren sind mit denselben namentlich die Schleimhäute der Respirationswege, zuweilen auch des Darms, ferner die Schleimhäute der innern weiblichen Genitalien, die Oberflächen der im centralen Nervensystem befindlichen Höhlungen versehen. Unter den Wirbellosen kommen Flimmerzellen sehr verbreitet bei den Mollusken und Würmern vor. Der Darm, die Lebergänge, die Höhlungen aller innern Organe sind bei den meisten dieser Thiere mit Flimmerepithel bedeckt, bei vielen Mollusken auch die äussere Haut; gänzlich fehlt dagegen das Flimmerepithel in der Classe der Arthropoden. Bei den Quallen, Polypen und Infusorien sind die Cilien nicht mit besonderen Epithelzellen verbunden, sondern sie stehen unmittelbar auf der verdichteten Grenzschichte der Leibessubstanz. Bei vielen dieser Thiere flimmert die ganze äussere Haut, bei andern flimmern nur einzelne Stellen, so bei den Polypen namentlich die Arme und Fühlfäden; sehr allgemein flimmert der Darm oder wenigstens der Eingang in denselben; bei den Polypen und Qual-



Fig. 14.

len flimmern sehr häufig die Gefässe, welche die Ernährungsflüssigkeit führen. In der Klasse der Infusorien dient die Flimmerbewegung allgemein als Hülfsmittel der Ortsbewegung. Diese Thiere besitzen zu diesem Zweck sehr häufig einzelne Stacheln und Ruderfüsse, die weit grösser als die gewöhnlichen Cilien sind und seltener in Bewegung gesetzt werden, sonst sich aber, wie es scheint, nicht von denselben unterscheiden. Wo die Flimmerbewegung als Hülfsmittel der Ortsbewegung auftritt, steht dieselbe sichtlich unter dem Einfluss des Willens, sie kann durch diesen gehemmt und wieder angefacht werden, während sie sonst dem Willen gänzlich entzogen und während des Lebens immer in Thätigkeit ist. Aehnlich wie diese unmittelbar der Leibesmasse aufsitzende Cilienbekleidung der niedersten Thiere verhalten sich die Cilien der Schwärmsporen der Algen, durch welche dieselben ihre Schwärmbewegungen ausführen. Mit einer ähnlichen Cilienbekleidung sind ferner die Eier und Embryonen vieler, auch höherer Thiere versehen, so dass jene Amorphozoen, welche während ihres ganzen Lebens flimmern, auch in dieser Beziehung die Fortdauer eines embryonischen Zustandes darstellen.

Hinsichtlich ihrer Form bestehen die Flimmerbewegungen meistens in einem pendelartigen Hin- und Herschwingen der Cilien. Dabei geht jedoch diese Schwingung nach der einen Richtung mit grösserer Intensität vor sich, daher man auch beobachtet, dass Flüssigkeiten und kleine Körperchen durch die Flimmern immer nach einer bestimmten Richtung weitergefördert werden. Seltener findet man eine Bewegung der Cilien, bei welcher diese die Oberfläche eines Kegels beschreiben, und bei welcher dann die umgebenden Flüssigkeiten in eine Wirbelbewegung gerathen. Wenn die Bewegung erlahmt, so wird sie zuweilen peitschenförmig. Die Geschwindigkeit der Flimmerbewegungen ist meistens so gross, dass sie nicht gemessen werden kann; bei langsamerer Bewegung hat man 0,2—0,8 Secunden für eine Hin- und Herbewegung einer Wimper gefunden. Der Zweck des Flimmerns besteht entweder in der Bewegung der umgebenden Luft, umgebender Flüssigkeiten, oder er geht auf die Ortsbewegung des flimmernden Organismus selber. Letzteres ist natürlich nur möglich, wo dieser Organismus sehr klein ist. Die Ortsbewegung mittelst Cilien ist daher beschränkt auf die Schwärmsporen der Algen, die Infusorien und auf die Embryonen mancher Thiere.

Die Flimmerbewegung verschwindet allmälig nach dem Tode. Eine isolirte Flimmerepithelzelle setzt zwar ihre Bewegung fort, immer aber erlischt dieselbe nach einiger Zeit. Manche chemische Einwirkungen können dies Erlöschen der Flimmerbewegung befördern. So wirkt schon das reine Wasser hemmend auf die Bewegungen ein. In höherem Grade geschieht dies, wenn das Wasser Metallsalze oder Säuren aufgelöst enthält. Diese sistiren bereits in beträchtlicher Verdünnung die Bewegung.

Ebenso wirken concentrirte Alkalien. Dagegen lassen umgekehrt sehr verdünnte Alkalien die Bewegungen schneller werden oder fachen die gänzlich erloschenen wiederum an. Vollkommen indifferent verhalten sich die Lösungen der meisten narkotischen Stoffe, wie Blausäure, Opium u. s. w. Nach einigen Beobachtern sollen mechanische Reizungen die Cilienbewegung lebhafter machen. Vollkommen indifferent verhält sich der elektrische Strom, erst sehr starke Schläge bringen die Flimmerbewegung zum Stillstand. Hinsichtlich des Einflusses der Wärme ist festgestellt, dass sowohl niedrige als hohe Temperaturen die Bewegung vernichten, und zwar giebt meistens schon + 4° C. die untere, + 50° C. die obere Temperaturgrenze, bei welcher noch Bewegung bestehen kann; aber bereits bei der Annäherung an diese Grenzen, namentlich an die untere, wird die Bewegung langsamer, und die Temperatur, bei welcher das Flimmern am stärksten ist, liegt also zwischen beiden in der Mitte. Aus diesen Beobachtungen geht hervor, dass es auch für die Flimmerbewegungen bestimmte Reize giebt, und zwar chemische Reize, vielleicht auch mechanische Reize, ausserdem eine bestimmte Temperatur.

Das Phänomen der Flimmerbewegung ist vorzüglich von Purkinje und Valentin studirt worden: beide haben den Einfluss der Temperatur, der verschiedenen chemischen Agentien auf die Flimmerbewegung geprüft; auch rührt von diesen Beobachtern die Angabe her, dass mechanische Einwirkungen als ein Reiz auf die Bewegung wirken *). Dagegen hat erst neuerdings Virchow in den sehr verdünnten Alkalien das kräftigste Reizmittel derselben aufgefunden **). Durch dieses Verhalten äusseren Reizen gegenüber reiht sich die Flimmerbewegung sehr nahe den Protoplasmabewegungen an, wenn auch allerdings nicht Alles was das Protoplasma zur Contraction bringt auch eine Flimmerzelle in Erregung setzt. Solche Differenzen können um so weniger zu einer tiefgreifenden Unterscheidung Veranlassung geben, als ja das Protoplasma selbst je nach seinem Vorkommen noch manche Unterschiede äussern Reizen gegenüber zeigt.

§. 44. Die Bewegungen der Samenelemente.

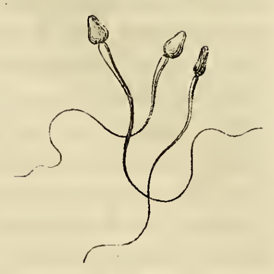
Sehr ähnlich den Flimmerbewegungen, namentlich in ihrem Verhalten gegen äussere Reize, sind die Bewegungen der Samenelemente. Es gehen diese Bewegungen durchweg von dem haarförmigen Körper der Samenfäden aus, während der Kopf meist nur passiv bewegt

---

*) Valentin, Art. Flimmerbewegung, Wagners Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 1.

**) Virchow, Archiv für pathologische Anatomie, Bd. 6.

ist. (Fig. 15 Samenelemente vom Menschen, bei starker Vergrösserung.) Die Form der Bewegung zeigt noch grössere Unterschiede, als man sie bei den Flimmerhaaren trifft, meist ist sie pendelnd oder peitschend, zuweilen (bei manchen Quallen) findet man sogar eine hüpfende Bewegung.


Fig. 15.

Die Bewegungen der Samenelemente überleben nur eine kurze Zeit den Tod des Thieres, bei den warmblütigen Thieren einige Stunden, bei den kaltblütigen mehrere Tage. Beim Menschen ist die untere Grenze, bei welcher die Bewegungen noch existiren können, 12,5^0 C., die obere Grenze 56^0 C., bei den Fischen sinkt die untere Grenze bis auf — 2,5^0 C. Gegen die übrigen physikalischen und gegen chemische Agentien verhalten sich die Samenbewegungen durchaus analog den Flimmerbewegungen. So ist auch hier der elektrische Strom ohne Einfluss, nur die stärksten, zersetzenden Ströme lähmen die Bewegung. Wasser macht nach kurzer Zeit die Bewegungen zur Ruhe kommen. Noch rascher wirken Säuren, Alkalien, Alkohol und Aether. Noch in äusserst verdünnten Lösungen sistiren die meisten Metallsalze, wie Sublimat, Alaun, die Bewegung. Wässerige Lösungen narkotischer Stoffe wirken dagegen wie reines Wasser. Das wirksamste Mittel zur Erhaltung und Beschleunigung der Bewegungen sind auch hier die sehr verdünnten Lösungen der Alkalien. Durch sie lassen sich sehr häufig die schon erloschenen Bewegungen wieder anfachen. Wahrscheinlich verdanken die in die Geschlechtsorgane ergossenen Secretionsflüssigkeiten, in denen sich die Samenbewegungen auffallend lange (bei Säugethieren und Vögeln z. B. 6—8 Tage) erhalten, ihre Wirkung ihrer schwach alkalischen Beschaffenheit.

Verdünnte Lösungen einiger anderer Stoffe, namentlich von Zucker, Harnstoff, phosphorsaurem Natron, sollen gleichfalls wiederbelebend auf die Samenbewegungen wirken können. Vielleicht geschieht dies aber nur, wenn das Erlöschen der Bewegung in dem Versetzen mit Wasser seinen Grund hat. Nach manchen Beobachtern sollen jene Lösungen auch auf die Flimmerbewegungen erhaltend wirken. Für die wesentliche Uebereinstimmung der Bewegung der Samenelemente mit der Flimmerbewegung spricht ausser dem sonstigen analogen Verhalten die von Virchow hervorgehobene Gleichheit der Wirkung, welche die verdünnten Alkalien ausüben.

§. 45. Die Muskelbewegungen.

Von den bisher aufgeführten Arten der Bewegung unterscheiden sich die Muskelbewegungen durch die Leichtigkeit, mit der sie erregt werden, sowie durch die grosse Zahl der Erregungsmittel, welche es für dieselben giebt. Die Muskelsubstanz ist unter allen irritabeln Sub-

stanzen die irritabelste. Doch giebt es sowohl hinsichtlich der Erregbarkeit, als hinsichtlich der Form der Bewegungen auch hier manchfache Abstufungen. Die Bewegung der glatten Muskelzellen schliesst sich noch mehr den Protoplasmabewegungen an: im Vergleich mit der quergestreiften Muskelfaser wird die glatte weniger leicht erregt, es verfliesst eine längere Zeit zwischen der Einwirkung des Reizes und dem Stattfinden der Bewegung, die Bewegung selber ist langsamer.

Es giebt eine grosse Reihe physikalischer und chemischer Agentien, welche die Muskelbewegungen erzeugen: mechanische Einwirkungen, erhöhte Temperatur und vor Allem der elektrische Strom, sodann die verschiedensten Säuren, Alkalien und Salze. Alle diese erregenden Einwirkungen tödten dann, wenn sie in übermässiger Stärke zur Anwendung kommen, die contractile Substanz. Im lebenden Organismus ist die Bewegung der Muskelzelle an deren Zusammenhang mit der Nervenfaser gebunden, und es sind jene Veränderungen in der letzteren, welche man als Nervenerregungen bezeichnet, von denen die Bewegung abhängig ist. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die sogenannte Nervenerregung in ihrem Wesen mit der elektrischen Reizung zusammenfällt, dass also die im Organismus von selbst auftretenden Muskelbewegungen durch elektrische Reize verursacht sind, die durch den Lebensprocess der Nerven erzeugt werden.

Ohne Zweifel existiren auch für die Protoplasmabewegungen, die Flimmer- und Samenbewegungen solche durch den Lebensprocess selbst erzeugte Reize. Jedenfalls aber sind jene Bewegungen nicht wie die Muskelbewegungen durch Reize bedingt, die sich in einem andern Gewebe, dem Nervengewebe, entwickeln, sondern es muss angenommen werden, dass dort die bewegte Substanz ebensowohl irritirend als irritabel ist, dass sie nicht, wie die irritable Muskelsubstanz, noch eine irritirende Substanz neben sich hat. Uebrigens können alle diese Unterschiede es offenbar nicht rechtfertigen, dass man die Muskelbewegungen als vollkommen verschiedenartig von den Protoplasma-, Flimmer- und Samenbewegungen, namentlich von den erstgenannten, trennt. Der Umstand, dass dort Wärme und Licht, hier die Elektricität das physikalische Agens ist, welches vorwiegend die Bewegung erzeugt, dürfte, statt eine Trennung zu begründen, vielleicht eher eine vom physiologischen Gesichtspunkt aus sich ergebende Wahrscheinlichkeit für die wesentliche Gleichartigkeit jener physikalischen Agentien abgeben.

Das Nähere über die Muskelbewegungen vergl. in der speciellen Physiologie.

3. Die Zelle als nervenerregendes und empfindendes Organ.

§. 46. Die von Zellen ausgehende Nervenerregung.

Wir haben erwähnt, dass das wichtigste unter den selbständiger Bewegungen fähigen Organen des Thierleibes, der Muskel, während des Lebens seine Impulse hauptsächlich von den Nerven aus empfängt.

Aber die Vorgänge in den Nervenfasern, welche den Muskel zur Bewegung erregen, sind ihrerseits durch Impulse angeregt, die von den Nervenzellen ausgehen, jenen Zellen, die einen wesentlichen Bestandtheil der Centralorgane und der Ganglien bilden, und als deren Fortsätze die Nervenfasern erscheinen. Es giebt sonach gewisse Zellen, denen eine Bewegung erzeugende Function zukommt, und die sich hierdurch als die Ergänzungsorgane der selbst bewegungsfähigen Zellen darstellen. Solche ausschliesslich impulsgebende Zellen finden sich, so viel bekannt ist, nur bei den höheren Thieren. Bei den niedersten Thieren sind, wie es scheint, die bewegungsfähigen zugleich die impulsgebenden Theile.

Die bewegungerzeugenden Zellen ertheilen entweder ihre Impulse, ohne dass sie zuvor selbst eine unmittelbare sichtliche Einwirkung von aussen erfahren haben, oder die Impulse, die von ihnen ausgehen, sind die Wirkungen anderer Impulse, welche sie selbst empfangen haben.

Die selbständigen Impulse, die von den bewegungerzeugenden Zellen ausgehen, sind entweder Willensacte oder Acte des Instinctes. Der Willensact besteht in der Setzung eines bewussten, durch die Bewegung zu erreichenden Zieles; der instinctive Act hat ein dem sich bewegenden Organismus unbewusstes Ziel der Bewegung.

Ein Beispiel einer willkürlichen Bewegung ist das Ausstrecken der Hand nach einem begehrten Gegenstand. Ein Beispiel einer instinctiven Bewegung ist der Fingersatz eines geübten Clavierspielers. Im ersten Fall setzt sich zuerst der Wille das Ziel den begehrten Gegenstand zu erlangen und veranlasst hierauf die Handbewegung. Im zweiten Fall ist es Erfahrungsthatsache, dass der Clavierspieler keineswegs zuerst seinen Fingersatz überlegt und dann nach dieser Ueberlegung ihn ausführt, sondern die Bewegung selbst geschieht vollkommen unbewusst in der richtigen Weise, der Clavierspieler hat seine ganze Aufmerksamkeit nur bei den Tönen und bei den Noten. Nicht immer kann die objective Beobachtung entscheiden, ob eine willkürliche oder eine instinctive Bewegung vorliegt. Das Ausstrecken der Hand kann auch bloss instinctiv geschehen, und beim anfangenden Clavierspieler ist jede einzelne Bewegung eine willkürliche. Unter den so genannten Instincten der Thiere hat man theils willkürliche, theils instinctive Handlungen zusammengeworfen.

Die übertragenen Impulse, die von den bewegungerzeugenden Zellen ausgehen, bedingen theils Mitbewegungen theils Reflexbewegungen.

Die Mitbewegungen oder associirten Bewegungen kommen dadurch zu Stande, dass eine impulsgebende Zelle nicht bloss direct vermittelst Nervenfasern mit Bewegungsorganen in Verbindung steht, sondern dass sie ausserdem noch, manchmal vielleicht sogar ausschliesslich, mit andern Zellen in Verbindung gesetzt ist, welche ihrerseits erst den Impuls auf Bewegungsorgane übertragen.

Ein sehr gewöhnliches Beispiel associirter Bewegungen sind die Bewegungen der einzelnen Finger. Bekanntlich ist es schwierig, den Ringfinger ohne den

Mittelfinger zu bewegen, obgleich es durch Uebung erlernt werden kann. Diese wider Willen stattfindende Mitbewegung lässt sich nur durch eine Uebertragung des Impulses erklären.

Aehnlich wie es eine Mitbewegung giebt, existirt auch eine Mitempfindung, die aber von viel geringerer Bedeutung ist. Ein Beispiel solcher Mitempfindung ist der Kitzel in der Nase, der bei Reizung des Auges eintritt. Zu grösserer Stärke erheben sich die Mitempfindungen meist nur in pathologischen Fällen, wo zuweilen, wie es scheint, Mitempfindungen in sehr getrennten Körpertheilen stattfinden können. Offenbar müssen die Mitempfindungen auf eine ähnliche Uebertragung der Impulse wie die associirten Bewegungen bezogen werden, nur dass diese Uebertragung durch zwischengeschobene Zellen dort von sensiblen auf sensible, hier von motorischen auf motorische Fasern geschieht.

Die Reflexbewegungen entstehen dadurch, dass eine impulsgebende Zelle nicht bloss in Verbindung steht mit Nervenfasern, durch die sie Bewegungsorganen ihren Impuls mittheilt, sondern zugleich mit andren Nervenfasern, durch die sie äussere Eindrücke zugeleitet erhält. Diese äusseren Eindrücke, die in mechanischen Erregungen, in Schallschwingungen, in elektrischen, chemischen, Wärme- oder Lichteinwirkungen bestehen können, geschehen meistens durch besondere Endapparate in den Sinnesorganen. Die Nervenfasern, welche von diesen Endapparaten zu centralen Nervenzellen hinleiten, bezeichnet man als sensible Nervenfasern, und diejenigen, die von jenen Zellen zu Muskeln sich begeben, nennt man im Gegensatz hierzu motorische Nervenfasern. Die Reflexbewegungen werden somit stets durch äussere Reize hervorgerufen, wobei aber die äussern Reize erst durch das Mittelglied einer impulsgebenden Zelle, auf die sie wirken, die Bewegungen erzeugen.

Das Hauptkennzeichen der Reflexbewegungen ist es, dass sie bestehen bleiben, wenn man die Function der Centralorgane, an welche die höheren psychischen Thätigkeiten gebunden sind, aufhebt. Doch können dabei immer auch noch einzelne Instinctbewegungen zurückbleiben, die man dann oft mit den Reflexbewegungen verwechselt. Von ihnen unterscheiden sich die Reflexbewegungen hauptsächlich dadurch, dass sie bei mässigen Reizen auf eine einzelne Muskelgruppe beschränkt bleiben. Diese Muskelgruppe führt eine Bewegung aus, die den Charakter der Zweckmässigkeit an sich trägt. Reizt man z. B. die Rückenhaut eines enthaupteten Frosches, so führt er die Hinterpfote der entsprechenden Seite wie abwehrend gegen die gereizte Stelle. Es versteht sich von selbst, dass diese anscheinende Zweckmässigkeit kein Handeln nach bewussten Zwecken beweist, sie beweist vielmehr nur eine solche Verknüpfung der sensibeln und motorischen Nervenfasern, dass jeder Reizung der ersteren nothwendig eine, wie wir sie vom Standpunkt unserer bewussten Ueberlegung aus bezeichnen, zweckmässige Bewegung folgt.

Viele impulsgebende Zellen, die durch ihre Nervenfasern nicht mit Bewegungs- noch Empfindungsorganen, sondern mit Drüsen in Verbindung stehen, sind auf die secernirende Thätigkeit dieser Drüsen von Einfluss: sie erregen zunächst ihre Nerven und bewirken dann durch diese eine gesteigerte Absonderung. Man kann den sensibeln und motorischen

gegenüber diejenigen Nerven, welche direct die Secretionsprocesse beeinflussen, als *secretorische* Nerven bezeichnen.

Endlich kommen noch impulsgebende Zellen vor, welche zwar durch ihre Nervenfasern mit Bewegungsorganen in Verbindung stehen, welche aber in diesen keine Bewegungen anregen, sondern im Gegentheil vorhandene Bewegungen *hemmen*. Die Nerven, welchen die Function zukommt, die Hemmungsimpulse zu leiten, bezeichnet man daher als *Hemmungsnerven*.

Ein secretorischer Nerv ist z. B. der Ast des nervus lingualis, der sich zur Unterkieferspeicheldrüse begiebt: Reizung dieses Nerven bewirkt alsbald vermehrte Secretion jener Drüse. Der bekannteste Hemmungsnerv ist der nervus vagus: Reizung desselben bewirkt Verlangsamung oder gänzlichen Stillstand der Herzbewegungen.

Die Reflexbeziehungen, die zwischen sensibeln und motorischen Nerven beobachtet werden, finden sich in ähnlicher Weise zwischen sensibeln und secretorischen, sowie zwischen sensibeln und Hemmungsnerven.

Ein Beispiel eines Secretionsreflexes ist die auf Reizung der Mundhöhle eintretende Vermehrung der Speichelsecretion. Ein Beispiel eines Hemmungsreflexes ist die durch plötzlichen Schreck veranlasste Hemmung des Herzschlags.

Wir unterscheiden nach dem Vorangegangenen: *motorische*, *sensible*, *secretorische und bewegungshemmende Nerven*. Dabei sind aber die Nerven selbst nur Leitungsorgane der Eindrücke, die sie entweder von den Sinnesorganen oder von den impulsgebenden Zellen empfangen. Die Vorgänge in den verschiedenen Nerven sind von vollkommen gleicher Beschaffenheit. Die Differenz ihrer Function hängt nur einerseits von den centralen Zellen, anderseits von den peripherischen Organen ab, mit denen sie in Verbindung gesetzt sind.

Die genaue Unterscheidung sensibler und motorischer Nerven hat man erst ausgeführt, seit durch anatomische und physiologische Untersuchungen der Nachweis geliefert ist, dass die vom Rückenmark entspringenden sensibeln und motorischen Nervenfasern bei ihrem Austritt aus dem Rückenmark zu getrennten Wurzeln vereinigt sind. Weit später wurde durch die Untersuchungen der Gebrüder *Weber* über die Innervation des Herzens der Nachweis der Existenz bewegungshemmender Nerven geliefert. Die secretorischen Nerven endlich haben wir erst in neuester Zeit durch die Arbeiten *Ludwigs* über die Innervation der Speicheldrüsen kennen gelernt. Die ausführlichere Darlegung der hierher gehörigen Thatsachen vergl. in der speciellen Physiologie.

In einer früheren Periode der Physiologie glaubte man, dass die Fähigkeit einen Empfindungsreiz, einen Bewegungsimpuls u. s. f. zu leiten nicht bloss in der Verknüpfung des Nerven mit verschiedenen peripherischen und centralen Endorganen, sondern auch in einer *specifischen Eigenthümlichkeit* des Nerven selbst ihren Grund habe. Diese Annahme kann jedoch dadurch als widerlegt betrachtet werden, dass die Untersuchung keinerlei Differenzen in den Eigenschaften der Nerven nachweisen konnte, welche eine solche Annahme rechtfer-

tigen. Der Beweis hiefür wird in der speciellen Physiologie des Nervensystems geliefert werden.

§. 47. Die Zelle als Empfindungsorgan.

Die Empfindung ist eine weit verborgenere Eigenschaft als die Bewegung. Wir können über das Stattfinden einer Empfindung nur urtheilen, insofern sich dieselbe durch Bewegungen äussert. Aber nicht einmal jede Anregung von Bewegungen durch irgend welche Reize gestattet uns auf eine Empfindung zurückzuschliessen. Wir kennen mit Sicherheit nur solche Empfindungen als Empfindungen, die entweder einen Theil unseres eigenen Bewusstseins bilden, oder von denen es sichtlich ist, dass sie für das Bewusstsein eines andern Wesens bestimmend sind. Aus diesem Grunde sind wir gewohnt, auf die Fähigkeit des Empfindens erst aus solchen Erscheinungen zu schliessen, die Aeusserungen eines Bewusstseins sind, die also entschieden an sich schon über ein blosses Empfinden hinausgehen. Wir geben hiernach überall da die Thatsache des Empfindens zu, wo ein äusserer Reiz sichtlich auf das Bewusstsein eines Organismus bestimmend einwirkt.

Dieses Kennzeichen ist zwar das einzige was es giebt, aber es lässt sich nicht leugnen, dass uns dabei viele reelle Empfindungen vollkommen entgehen können. Denn eine Empfindung ist an und für sich noch keine bewusste Empfindung. Wir können dies daraus schliessen, dass einerseits viele Empfindungen erst nachdem sie eigentlich schon vorüber sind ins Bewusstsein gelangen, und dass anderseits viele Empfindungen bloss auf das Bewusstsein einwirken, ohne aber selbst als Empfindungen bewusst zu werden. Wir können es hiernach als wahrscheinlich aussprechen, dass es viele Empfindungen giebt, die sich niemals durch bewusste Handlungen verrathen, dass wir demnach sowohl bei der Beobachtung unseres eigenen Bewusstseins wie bei der Beobachtung anderer Wesen immer nur einen kleinen Bruchtheil der wirklich stattfindenden Empfindungen mit Sicherheit zu erfassen vermögen. Nennen wir jeden Act Empfindung, durch welchen von Nervenzellen aus Reflexbewegungen, Reflexhemmungen oder Reflexabsonderungen ausgelöst werden können, so giebt es entschieden eine Unzahl von Empfindungsacten in verschiedenen Körperorganen, von denen wir nie durch unser Bewusstsein etwas erfahren. Dann müssen wir jeden Eindruck auf die Schleimhaut des Darms oder des Magens, der auf dieser reflectorisch Secretion erregt, eine Empfindung nennen. In der That ist auch kein Grund vorhanden, warum hier die Bezeichnung Empfindung nicht gewählt werden soll, da das Bewusstwerden der Empfindungen stets etwas Secundäres ist, das theils von dem Zustand der höheren Centralorgane, theils von dem Zusammenhang der empfindenden Zellen mit den Centralorganen abhängt.

Bei den niedersten Thieren sind die Functionen des Empfindens an die nämliche formlose Substanz des Protoplasmas gebunden, von welcher alle Functionen ausgehen. Hier ist also namentlich die bewegungsfähige Substanz zugleich empfindungsfähig. Bei den höheren Thieren zieht sich die Function der Empfindung auf Zellen von besonderer chemischer Zusammensetzung zurück, auf die Nervenzellen.

Diese sind hier die ausschliesslichen Empfindungsorgane, die mit den Nervenfasern als den Leitungsorganen der äusseren Eindrücke und der Empfindungen, in Verbindung stehen. Die peripherischen Enden der Nerven sind endlich an den meisten Stellen noch mit besonderen Endorganen, theils aus bindegewebigen, theils aus epithelialen Elementen, in Zusammenhang gebracht, welche zur unmittelbaren Auffassung der äusseren Eindrücke geschickt sind. Erst durch die vielfältige Verbindung der Nervenzellen mit diesen peripherischen Organen und der Nervenzellen unter einander werden die zusammengesetzten psychischen Leistungen möglich, die in der Empfindung ihre Grundlage haben.

Nach allen bisher bekannten Thatsachen lässt die Function der Empfindung nur den thierischen Organismen sich zusprechen. Wir können sogar die Fähigkeit des Empfindens als das einzige charakteristische Unterscheidungsmerkmal der beiden organischen Reiche aufstellen; das Merkmal der selbständigen Bewegung, der Irritabilität, das man früher gültig glaubte, ist, wie wir gefunden haben, nicht mehr zulässig. Aber selbst von der Empfindung lässt sich nur sagen, dass sie bis jetzt im Pflanzenreich nicht nachgewiesen werden konnte. Wenn man erwägt, dass das thierische und pflanzliche Protoplasma in allen sonstigen Punkten die grösste Analogie zeigen, so kann der Gedanke nicht zurückgewiesen werden, dass sie vielleicht auch in der Fähigkeit der Empfindung mit einander übereinstimmen. Beim thierischen Protoplasma ist aber die Fähigkeit der Empfindung dadurch nachgewiesen, dass die Bewegungen desselben offenbar einen gewissen Grad des Bewusstseins voraussetzen. Mit dem pflanzlichen Protoplasma verhält sich dies nicht so. Wenn wir dem letzteren vermuthungsweise Empfindung zugestehen, so können wir uns dieselbe daher nach allen bekannten Thatsachen nur als eine stets unbewusst bleibende Empfindung denken.

4. Die Fortpflanzung der Zelle.

§. 48. Die Formen der Zellengenese.

Die Zelle pflanzt auf dreierlei Weise sich fort:

1) durch endogene Vermehrung,
2) durch Theilung, und
3) durch Knospenbildung.

Diese drei Formen der Fortpflanzung der Zelle lassen sich auf eine einzige zurückführen: auf die Fortpflanzung durch Theilung des Zelleninhalts. Theilt sich der Zelleninhalt, ohne dass die Membran der Zelle sich daran betheiligt, so nennen wir es endogene Vermehrung. Theilt sich hingegen mit dem Inhalt zugleich die Membran, so haben wir eine im engeren Sinn so genannte Theilung. Geschieht endlich diese Theilung, nachdem zuvor der Zelleninhalt in einer bestimmten Richtung vorwiegend zugenommen hat, so entsteht dadurch eine Knospenbildung.

Meistens wird die Zellenvermehrung mit einer Theilung des Kerns eingeleitet, der eine Theilung des Kernkörperchens, wo dieses existirt,

voranzugehen pflegt. Gewöhnlich geschieht diese Kerntheilung durch eine einfache Einschnürung, manchmal erfolgt sie auch durch eine Art von Knospenzeugung des ursprünglichen Kerns.

Die endogene Zellenbildung ist die allgemeine Fortpflanzungsweise im Anfang der Entwicklung des Organismus. Der Keim der Pflanzen und der Thiere ist ursprünglich eine einzige Zelle, die bald als Ei (bei den geschlechtlich sich fortpflanzenden Thieren), bald als Keimzelle (bei den ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Organismen) oder auch als Keimbläschen (bei den phanerogamischen Pflanzen, nicht zu verwechseln mit dem Keimbläschen des Thiereies,) bezeichnet wird. Die Weiterentwicklung dieses Keims wird nun dadurch eingeleitet, dass sein Inhalt in eine Anzahl zunächst hüllenloser Zellen sich theilt. Beim Ei bezeichnet man dieses Zerfallen des Inhalts der Eizelle als den Furchungsprocess des Eies. (Fig. 16 A und B. sind z. B. die zwei

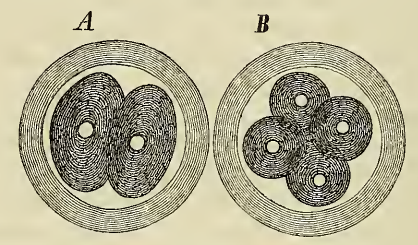
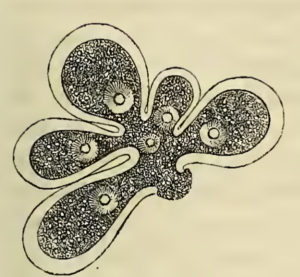


Fig. 16.

ersten Stadien der Furchung des Säugethiereies.) In dem Fortschritt des Furchungsprocesses ist daher die Theilung die fast ausschliessliche Vermehrungsweise, und der ganze Aufbau der Pflanzen- und Thierorganismen beruht im Allgemeinen auf fortgesetzten Zellentheilungen. Nur in einzelnen Fällen schiebt sich bei der Weiterentwicklung der Gewebe und Organe noch einmal eine endogene Zellenbildung, d. h. eine Theilung des Inhalts bei Erhaltung der Membran der Mutterzelle, ein. Dies findet z. B. in dem durch seine endogene Zellenwucherung ausgezeichneten Knorpelgewebe statt.

Die Fortpflanzung der Zelle durch Knospenbildung unterscheidet sich von der gewöhnlichen Theilung bloss durch den eigenthümlichen, einseitigen Wachsthumsprocess, welcher der Theilung vorangeht. Zuweilen beruht die Bildung der Eier auf einer Knospenzeugung, wie dies Meissner bei den Gordiaceen und einigen Ascariden beobachtete. (Fig. 17 knospende Eizellen von Gordius nach Meissner *). Sonst ist die Knospen-

*) Eine Entstehung der Eier durch deutliche Knospenbildung habe ich gelegentlich auch bei der Bohrmuschel (Pholas dactylus) beobachtet. Vergl. rücksichtlich ähnlicher Verhältnisse bei der ersten Entwicklung des Säugethiereies die specielle Physiologie der Zeugung.



bildung der Zelle vorzüglich bei den Pflanzen und bei niederen Thieren verbreitet. Ueberall wo der ganze Organismus durch Knospenzeugung sich fortpflanzt, da ist diese in der Vermehrungsweise der einfachen Zelle schon vorgebildet.

Fig. 17.

Neben den drei angeführten Formen der Zellenfortpflanzung hat man früher auch noch eine freie Zellenbildung angenommen, d. h. eine Zellenbildung, welche nicht die Präexistenz einer andern Zelle voraussetzt, sondern frei in einer bildungsfähigen Substanz erfolgen sollte. Es ist jetzt nachgewiesen, dass eine solche freie Zellenbildung nirgends vorkommt, sondern dass die scheinbar frei entstandenen Zellen immer theils aus Theilung, theils aus endogener Vermehrung vorhandener Zellen hervorgiengen. Der Nachweis dieser Thatsache wurde theils durch die weitere Verfolgung des Furchungsprocesses (Reichert, Remak), theils durch die Erforschung der pathologischen Zellenbildungen (Virchow) geliefert. Hierdurch ist die Lehre von der Zellengenese erst in Einklang gebracht mit der Lehre von der Entstehung der Organismen, in der es für die heutige Schöpfung ebenso als ein Gesetz gilt, dass ein Organismus immer aus einem vorhandenen Organismus entstehen müsse, wie es nun für unsere heutige Erfahrung als ein Gesetz zu betrachten ist, dass jede Zelle aus einer vorhandenen Zelle ihren Ursprung nimmt.

III. Die Functionen der zusammengesetzten Organismen.

§. 49. Uebersicht und Eintheilung.

Die Functionen der zusammengesetzten Organismen zerfallen nach denselben Richtungen wie die Functionen des Elementarorganismus. Sie nehmen nur wegen des aus einer Vielheit verschieden gearteter Zellen und Zellenproducte bestehenden Baues der Organismen eine verwickeltere und mannigfaltigere Beschaffenheit an. Wir handeln: 1) vom Stoffwechsel im Pflanzen- und Thierkörper, 2) von der Wechselwirkung der Kräfte im Pflanzen und Thierkörper und 3) von der Zeugung und Entwicklung der Organismen. Der Stoffwechsel und die Fortpflanzung der Organismen entsprechen vollständig dem Stoffwechsel und der Fortpflanzung der Zelle. Wie aber in gewissen speciell dem Thierleibe angehörigen Zellen und Geweben die Functionen der Bewegung, Empfindung und psychischen Thätigkeit sich entwickeln, darüber geben die Gesetze der Wechselwirkung der Kräfte im Pflanzen- und Thierkörper uns Aufschluss.

1. Der Stoffwechsel im Pflanzen- und Thierkörper.

Die Ernährung beruht nothwendig auf einem Wechsel der Stoffe. Die Zelle ernährt sich, indem sie Stoffe aufnimmt und abgiebt, Stoffe assimilirt und zersetzt. Aufnahme und Abgabe, Assimilirung und Zersetzung der Stoffe bilden auch den Ernährungsprocess der zusammengesetzten Organismen. Zugleich aber ist der Stoffwechsel jedes einzelnen Organismus bedingt durch den Stoffwechsel in allen andern Organismen, die neben ihm existiren. Die Stoffe, die zuerst von der Pflanze assimilirt und organisirt wurden, dienen dem Thiere zur Nahrung und zum Aufbau seiner Bestandtheile. Die Stoffe, die der Zersetzungsprocess im Thierleibe liefert, vermag die Pflanze wieder zu ihrer eigenen Ernährung zu verwenden, um aus ihnen ihre zersetzten Bestandtheile zu restituiren. So erhebt sich über den Stoffwechsel im Einzelorganismus ein allgemeiner Kreislauf der Stoffe, der alle Organismen an einander kettet, indem er für die Ernährung jedes einzelnen die nothwendige Bedingung bildet.

A. Die Ernährung der Pflanzen.

§. 50. Die Nahrungsstoffe der Pflanze im Allgemeinen.

Die Pflanze ersetzt, wie jeder Organismus, auf dem Weg der Ernährung die Bestandtheile ihres eigenen Leibes. Jede Pflanze besteht nun aus verbrennlichen und aus feuerbeständigen Verbindungen, d. h. unter dem Einfluss einer höheren Temperatur verwandelt sich ein Theil der Pflanzenbestandtheile, und zwar der grösste, in gasförmige Producte, ein kleiner Theil bleibt als Asche zurück. Aehnlich wie die Pflanze durch eine höhere Temperatur in gasförmige Stoffe, welche in die Atmosphäre übergehen, und in zurückbleibende feste Stoffe getrennt werden kann, so entnimmt sie auch das Material ihrer Ernährung theils der Atmosphäre, theils den festen, aber löslichen Bestandtheilen des Bodens. Der Atmosphäre entnimmt sie vorwiegend das Bildungsmaterial ihrer organischen Bestandtheile, die bei der Verbrennung wieder in die Atmosphäre zurückkehren, dem Boden entnimmt sie vorwiegend die unorganischen Salze, die bei der Verbrennung als Asche zurückbleiben. Einige der organischen Bildungsstoffe werden jedoch entweder gleichzeitig aus der Atmosphäre und aus dem Boden aufgenommen, nämlich die Kohlensäure und das Wasser, oder allein aus dem Boden aufgenommen, nachdem jedoch der ursprünglich auch theilweise in der Atmosphäre enthaltene Stoffe an das den Boden durchdringende Wasser gebunden wurde, so das Ammoniak.

Die Stoffe, welche der Pflanze zur Ernährung dienen, sind in Gestalt unorganischer Verbindungen sowohl in der Atmosphäre wie in dem Boden enthalten. Die Pflanze übt also bei ihrem Ernährungsprocesse eine organisirende Thätigkeit aus. Der Atmosphäre entnimmt sie Kohlensäure, Sauerstoff und Wasserdampf, dem Boden

entnimmt sie Wasser, Kohlensäure, Ammoniak, Kali-, Natron-, Kalk- und Magnesiasalze, deren Metalle mit Chlor, Phosphorsäure, Schwefelsäure, Kohlensäure verbunden sind, ausserdem geringe Mengen von Kieselsäure, von Eisen und Mangan, neben den Chlorverbindungen nehmen die Seepflanzen ferner Brom- und Jodsalze auf. Aus diesen Stoffen bildet die Pflanze ihre organischen Säuren, ihre Kohlenhydrate, ihre ätherischen Oele und Harze, ihre Fette und Wachsarten, ihre organischen Basen und endlich ihre Albuminate. Sie bildet diese ihre Bestandtheile namentlich aus der Kohlensäure, dem Sauerstoff und dem Wasser der Atmosphäre, aus dem Wasser, der Kohlensäure und dem Ammoniak, theilweise auch aus der Schwefelsäure der schwefelsauren Salze des Bodens. Mit den übrigen unorganischen Stoffen, die sie dem Boden entnimmt, sind jene organischen Bestandtheile theils chemisch verbunden, theils bloss innig gemengt. So sind z. B. die organischen Säuren mit unorganischen Basen und umgekehrt die Pflanzenbasen mit unorganischen Säuren verbunden. Die Albuminate kommen in chemischer Verbindung mit Alkali vor, sie sind aber ausserdem innig mit Salzen gemengt.

§. 51. Die Nahrungsstoffe der Luft.

Unter den atmosphärischen Nahrungsstoffen der Pflanze nimmt die Kohlensäure die wichtigste Stelle ein. Die atmosphärische Luft ist bekanntlich ein Gasgemenge von sehr unveränderlicher Zusammensetzung, das in 100 Volumtheilen nahehin 21 Theile Sauerstoff und 79 Stickstoff enthält. Gegen diese beiden Hauptgase der Luft ist die Menge der in ihr enthaltenen Kohlensäure von fast verschwindender Kleinheit, sie beträgt nur $^1/_{25}$ auf 100 Volumtheile. Auch dieser Gehalt der Luft an Kohlensäure ist übrigens ein äusserst constanter, er ist, abgesehen von Räumen, in denen sich durch die Respiration der Thiere oder durch Verbrennung kohlenstoffhaltiger Substanzen sehr viel Kohlensäure entwickelt, auf den verschiedensten Punkten unserer Erdoberfläche der nämliche Alle grünen Theile der Pflanzen saugen nun unter dem Einfluss des Sonnenlichts von dieser Kohlensäure an, indem sie gleichzeitig Sauerstoff aushauchen. Die Kohlensäureaufnahme, welche durch die grünen Pflanzentheile im Sonnenlicht geschieht, ist jedoch nicht die einzige Quelle des reichen Kohlenstoffgehalts der Pflanzen: von den Landpflanzen wird ausserdem durch die Wurzeln in Wasser gelöste Kohlensäure aufgenommen, und die Aufnahme solch' gelöster Kohlensäure geschieht bei den Wasserpflanzen auch durch die grünen Theile ihrer Oberfläche. Aber da die Kohlensäure, welche im Wasser des Bodens und im angesammelten Wasser gelöst vorkommt, aus der Atmosphäre absorbirt ist, so stammt dennoch auch der auf diesem Weg in die Pflanze gelangende Kohlenstoff indirect von der Kohlensäure der Luft her. In einer Atmosphäre, der man durch Kalkwasser fortwährend

ihre Kohlensäure entzieht, sterben daher die Pflanzen bald ab; ebenso aber verkümmern solche Pflanzen, die man im Dunkeln aufbewahrt, allmälig und gehen zu Grunde. Die letztere Thatsache beweist, dass die direct der Atmosphäre entnommene Kohlensäure für die Ernährung der Pflanze unerlässlich ist.

Ein zweites Nahrungsmittel, welches die Pflanze der Atmosphäre entnimmt, ist der Sauerstoff. Jede Pflanze absorbirt im Dunkeln mit ihrer ganzen Oberfläche Sauerstoffgas, während sie zugleich Kohlensäure aushaucht. Die nicht grünen Theile der Pflanze setzen diese Aufnahme von Sauerstoff und Aushauchung von Kohlensäure auch unter dem Einfluss des Lichtes fort.

Die Kohlensäure- und Sauerstoffaufnahme der Pflanze unterscheiden sich demnach dadurch, dass die directe Kohlensäureaufnahme bloss intermittirend, unter Einfluss des Lichtes, geschieht, während die directe Sauerstoffaufnahme continuirlich erfolgt, da die nicht grünen Pflanzentheile auch im Licht Sauerstoff aufnehmen. Beide Gaswechsel stehen ferner in einer innigen gegenseitigen Beziehung: denn jede Kohlensäureaufnahme ist von einer Sauerstoffabgabe, jede Sauerstoffaufnahme von einer Kohlensäureabgabe begleitet. Das quantitative Verhältniss beider Gaswechsel ist aber ein solches, dass die Pflanze stets mehr Kohlensäure aufnimmt als abgibt und mehr Sauerstoff abgibt als aufnimmt. Im Ganzen vermindern daher die Pflanzen den Kohlensäuregehalt der sie unmittelbar umgebenden Atmosphäre und vermehren deren Sauerstoffgehalt. Es gibt eine Reihe von Ursachen, welche eine diesem Gaswechsel der Pflanzen entgegengesetzte Wirkung auf die Atmosphäre ausüben. Vor Allem ist es der Respirationsprocess der Thiere, durch welchen der Luft fortwährend Sauerstoff entzogen und dafür Kohlensäure zugeführt wird. Eine ähnliche Veränderung erfährt aber die Luft durch jeden Verbrennungsprozess, sowie durch die Processe der Verwesung und Fäulniss, die gleich der Verbrennung und der Respiration mit einer Oxydation kohlenstoffhaltiger Substanzen verbunden sind. Diese sämmtlichen Oxydationsprocesse würden mit der Zeit der Luft ihren Sauerstoff entziehen und ihr eine entsprechende Menge Kohlensäure dafür zurückgeben, sie würden also allmälig die Zusammensetzung der Atmosphäre ändern. Auch die Pflanzen für sich würden eine solche Aenderung, aber in entgegengesetzter Richtung herbeiführen: sie würden allmälig sämmtliche in der Atmosphäre vorhandene Kohlensäure vernichten und dafür die Atmosphäre an Sauerstoff reicher machen. Wie der Gaswechsel der Pflanzen die Verarmung der Luft an Sauerstoff verhütet, so verhütet der Gaswechsel bei der Respiration der Thiere und bei den Verbrennungsprocessen die Verarmung der Luft an Kohlensäure. Da innerhalb der unserer Untersuchung zugänglichen Zeit die Zusammensetzung der Luft sich nicht merklich geändert hat, so müssen wir schliessen, dass beide Vorgänge sich voll-

ständig das Gleichgewicht halten, dass der Ueberschuss von Sauerstoff, der durch die Pflanzen an die Luft abgegeben wird, immer gerade ausreicht, um den durch die Respiration der Thiere und die Verbrennungen entstehenden Ausfall zu decken, und dass der durch die letztgenannten Processe entstehende Ueberschuss von Kohlensäure ebenfalls genau so gross ist, um den durch den Gaswechsel der Pflanzen herbeigeführten Verlust an Kohlensäure wieder auszugleichen.

Man hat die Pflanzen wegen des Einflusses, den sie auf die Zusammensetzung der Atmosphäre ausüben, häufig Regulatoren oder selbst Verbesserer der Luftzusammensetzung genannt. Solche Luftverbesserer sind in der That die Pflanzen den Thieren gegenüber, von deren Standpunkt man hierbei ausgieng. Aber es können ebensowohl die Thiere gegenüber den Pflanzen Luftverbesserer genannt werden, und eine Regulirung der Luftzusammensetzung kommt erst durch das Zusammenwirken beider Respirationsprocesse, des pflanzlichen und des thierischen, zu Stande.

Die Ursache des fortwährenden Gleichgewichts, das zwischen den beiden Processen stattfindet, wird man offenbar in den Processen selber zu suchen haben. Denken wir uns die Menge der Pflanzen im Verhältniss zu derjenigen der Thiere vermindert, so würde sich sehr bald eine Zunahme der Kohlensäure und eine Abnahme des Sauerstoffs der Atmosphäre ergeben. In einer Atmosphäre solcher Zusammensetzung aber würde die Existenzbedingung für die Thiere im Allgemeinen ungünstiger, für die Pflanzen günstiger geworden sein, da sich für jene ein Hauptnahrungsmittel vermindert, für diese vermehrt hätte. Es müsste daher die Zahl der Pflanzen zunehmen, die Zahl der Thiere abnehmen. Dies müsste offenbar so lange geschehen, bis ein Gleichgewichtszustand einträte, bei welchem die Zusammensetzung der Atmosphäre unverändert bliebe. Dieser Gleichgewichtszustand ist nun, wie wir gesehen haben, in der That in unserer gegenwärtigen Atmosphäre vorhanden.

Eine andere Frage ist es dagegen, ob ein solcher Gleichgewichtszustand immer existirt habe. Die Geologie lehrt uns, dass in einer früheren Periode unsere Erde mit einer weit üppigeren Vegetation bedeckt war als gegenwärtig, und dass diese Vegetation vorhanden war, lange bevor die ersten Thiere auf der Erde erschienen. Hieraus folgt, dass es in der That in der Geschichte unserer Erde eine Zeit gegeben hat, in welcher die Atmosphäre sich fortwährend veränderte, in welcher sie fortwährend an Kohlensäure ab- und an Sauerstoff zunahm. Die riesigen Mengen von Kohle, die auf diese Weise allmälig angehäuft wurden, zeugen für den eminenten Kohlensäuregehalt jener vorweltlichen Atmosphäre. Woher dieser Kohlensäuregehalt stammt, ist leicht erklärlich, wenn wir erwägen, dass die Erde allmälig erst aus dem feuerflüssigen in den festen Zustand gerathen ist. Es war also ein grossartiger Verbrennungsprocess, der jeder Entstehung organischer Wesen voranging. Die Organismen, die zuerst entstehen konnten, mussten solche sein, welche die Kohle der bei jener Verbrennung massenhaft entstandenen Kohlensäure in sich anhäuften, d. h. Pflanzen. Erst nachdem sich die Menge der atmosphärischen Kohlensäure beträchtlich vermindert hatte und an ihre Stelle eine grössere Menge von Sauerstoff getreten war, konnten solche Organismen entstehen, die selbst Sauerstoff verzehrten und dagegen neue Kohlensäure erzeugten, d. h. Thiere. Nachdem nun aber beide Reihen von Organismen vorhanden waren, mussten dieselben allmälig in einen Gleichgewichts-

zustand gerathen, in welchem die relative Zahl der thierischen Organismen nicht weiter zunehmen und die relative Zahl der pflanzlichen Organismen nicht weiter abnehmen konnte. Es scheint, dass die organische Welt unserer Erde sich gegenwärtig in diesem Zustande des Gleichgewichts befindet.

§. 51. Die Nahrungsstoffe des Bodens.

Von den Nahrungsstoffen des Bodens, welche die Pflanze mittelst ihrer Wurzeln aufnimmt, ist das Wasser derjenige, von welchem die Pflanze die reichlichste Menge bedarf, und welcher ausser durch die Wurzeln wahrscheinlich in geringer Quantität auch durch die Blätter aus der Atmosphäre aufgenommen wird. Das Wasser ist das Medium, welches die wichtigsten organischen und unorganischen Bestandtheile der Pflanze gelöst enthält. Mittelst des Wassers werden alle Nahrungsmittel, die gasförmigen wie die festen, von der Pflanze aufgenommen und in ihr weiter verbreitet. Es gibt daher kein einziges Element das in die Zusammensetzung der Pflanzen eingeht, welches nicht irgend einmal in wässeriger Lösung existirt hätte. Dasjenige Wasser, welches die Pflanze auf diese Weise als Lösungs- und Verbreitungsmittel ihrer Nahrungsstoffe in sich aufnimmt, gibt sie, indem diese Stoffe zu festen Gewebsbestandtheilen der Pflanze werden, wieder nach aussen ab, es verdunstet fortwährend das in die Zellen und Gewebe imbibirte Wasser, um durch neues, welches aus der Wurzel aufsteigt, ersetzt zu werden. Diese Wasserverdunstung geschieht von der ganzen Oberfläche der Pflanze, namentlich aber von den Blattorganen. Man muss annehmen, dass in einer gegebenen Zeit ebenso viel Wasser von der Oberfläche der Pflanze verdunstet, als in derselben Zeit als Lösungsmittel der Nahrungsstoffe wieder angesaugt wird, denn es folgt dies unmittelbar aus der Unveränderlichkeit des Wassergehalts der Pflanze.

Ein Theil des Wassers wird aber nicht als blosses Lösungsmittel der andern Nahrungsstoffe, sondern selbst als Nahrungsstoff von der Pflanze aufgenommen. Es ist keinem Zweifel unterworfen, dass die Pflanze Wasser in seine Bestandtheile zersetzt, und dass aus demselben ein Theil des Wasserstoffs ihrer Bestandtheile herstammt, während der Sauerstoff des Wassers theils gleichfalls in der Pflanze organische Verbindungen eingeht, theils aber in die Atmosphäre abgeschieden wird. Ein Beweis für diese Function des Wassers als Nahrungsstoff liegt darin, dass nach Sennebier's Versuchen die Pflanzen nicht genau ebensoviel Wasser aus ihrer Oberfläche abdunsten, als sie durch ihre Wurzel aufnehmen, sondern dass sich die Menge des ausgeschiedenen zur Menge des aufgenommenen Wassers ungefähr verhält wie 13 : 15. Der Ueberschuss des aufgenommenen Wassers kann nur davon herrühren, dass ein entsprechendes Gewicht Wasser in seine Bestandtheile zerlegt und assimilirt wird.

In Wasser gelöst wird zunächst das Ammoniak von der Wurzel der Pflanze aufgenommen. Das Ammoniak ist die einzige Quelle des Stickstoffs der Pflanzenbestandtheile. Das Ammoniak des Bodens stammt theils aus der Atmosphäre theils ist es ursprünglich schon in dem Boden enthalten. Die Atmosphäre enthält stets sehr geringe Mengen von Ammoniak beigemengt, die von der Verwesung organischer Substanzen herstammen. Dieses Ammoniak wird theils von der feuchten Erde absorbirt, theils fällt es mit dem Regen zu Boden und gelangt so mit den Wurzeln der Pflanzen in Berührung. Ausserdem aber befinden sich sehr häufig in dem Boden selbst, in welchem die Pflanze wurzelt, verwesende Substanzen, die Ammoniak liefern, das dann direct von der Wurzel aufgenommen wird. Die Wirkung der Düngungsmittel beruht hauptsächlich auf ihrer Ammoniakbildung. Indem das Ammoniak von der Pflanze assimilirt wird, kann es theils als complicirtes Atom unmittelbar in organische Verbindungen eintreten, theils aber muss es dabei in seine Bestandtheile, Stickstoff und Wasserstoff, zerlegt werden. Es ist desshalb zweifellos, dass auch ein Theil des Wasserstoffs der Pflanzenbestandtheile nicht von dem assimilirten Wasser, sondern von dem Ammoniak herstammt.

Rücksichtlich der Herkunft des Stickstoffs der Pflanzenbestandtheile hat man früher zuweilen an eine directe Assimilation des Stickstoffs der atmosphärischen Luft geglaubt. Diese Annahme, die schon wegen der geringen Verwandtschaftskraft, welche der Stickstoff äussert, unwahrscheinlich war, ist durch directe Versuche von Boussingault widerlegt worden, welche zeigten, dass Pflanzen, die in einer abgeschlossenen Atmosphäre leben, den Stickstoffgehalt derselben nicht verändern.

Wichtiger ist eine andere Ansicht, die namentlich von Mulder ausgebildet wurde und noch jetzt von manchen Chemikern getheilt wird. Nach dieser soll der Stickstoffgehalt der Pflanzenbestandtheile allerdings aus dem Ammoniak stammen, aber nicht aus freiem Ammoniak, sondern aus den Ammoniaksalzen gewisser Säuren, welche die so genannten Humussubstanzen der Ackererde bilden, und welche wahrscheinlich alle ternär (aus Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff) zusammengesetzt sind. Die Humussäuren selbst sind Zersetzungsproducte verwesender organischer Körper, theils löslich theils unlöslich in Wasser, aber wegen der steten Veränderungen, die sie erfahren, hinsichtlich ihrer chemischen Constitution noch wenig bekannt. Dass diese Humussäuren für die Vegetation eine wichtige Bedeutung haben ist nun allerdings unzweifelhaft, da die Pflanzen, die in einem derselben ermangelnden Boden wachsen, sehr kümmerlich sich ernähren. Anderseits aber ist es ebenso gewiss und durch Versuche festgestellt, dass Pflanzen in einem rein unorganischen Boden sich entwickeln können. Es hat desshalb namentlich Liebig die Ansicht zu begründen gesucht, dass die Humussubstanzen hauptsächlich durch ihre physikalischen Eigenschaften die Vegetation befördern, indem dieselben Ammoniak absorbiren, um es dann an die Wurzeln der Pflanze abzugeben. Die Entscheidung, welche dieser beiden Ansichten richtig ist, lässt sich natürlich erst treffen, wenn direct der Nachweis geliefert ist, ob die Pflanzen Humussubstanzen absorbiren oder nicht. Saussure hat nun in seinen Versuchen gefunden, dass in der That von den Wurzeln

sehr geringe Mengen der Humussäuren aufgenommen werden. Jedenfalls bliebe nach denselben freies Ammoniak immer noch eine Hauptquelle des Stickstoffgehalts der Pflanzen; ausserdem aber sind jene Versuche nicht vollständig beweisend, weil das Verschwinden sehr geringer Mengen von Humussubstanzen auch leicht durch ihre Zersetzung bedingt sein kann. Viel wahrscheinlicher ist es, dass die in dem Boden enthaltenen organischen Säuren zunächst das kohlensaure Ammoniak, welches bei der Verwesung der Düngerbestandtheile entsteht, zersetzen, so dass freie Kohlensäure in Wasser gelöst von der Wurzel aufgenommen werden kann, dann aber auch das Ammoniak selbst an die Wurzel abgeben. Ob dabei geringe Mengen dieser Säuren noch als solche resorbirt und erst in der Pflanze zersetzt werden, scheint uns für die ganze Frage von der Pflanzenernährung nicht diejenige Bedeutung zu haben, die man darin zu finden glaubte*).

Mit dem Ammoniak werden von den Wurzeln der Pflanze die sämmtlichen feuerbeständigen Bestandtheile aufgenommen. Auch sie gelangen in Wasser gelöst in die Pflanze. Ein Theil derselben bleibt, indem er sich innig mit den organischen Pflanzenbestandtheilen mengt, in seiner chemischen Constitution unverändert, ein anderer Theil aber wird durch den Einfluss jener organischen Pflanzenbestandtheile zersetzt: so verbinden sich organische Säuren mit unorganischen Basen, unorganische Säuren mit organischen Basen. Zuweilen kommt selbst eine Zersetzung in die Elemente vor: dies ist nachweislich der Fall mit der Schwefelsäure der schwefelsauren Salze, von welcher der sämmtliche Schwefel der organischen Verbindungen (der Albuminate, gewisser ätherischer Oele) herstammt.

Indem die Pflanze die angeführten Bestandtheile der Atmosphäre und des Bodens sich aneignet, absorbirt sie dieselben nicht in denjenigen Mengenverhältnissen, in welchen sie in der Atmosphäre und im Boden sich vorfinden, sondern sie nimmt manche in einem grösseren, andere in einem kleineren Mengenverhältnisse auf. Eine vorwiegende Anziehungskraft übt die Pflanze stets auf diejenigen Stoffe aus, die für ihr Leben unerlässlich sind, weil sie daraus ihre zersetzten Gewebsbestandtheile wieder herstellt. So übt sie also eine condensirende Wirkung auf die Kohlensäure der Atmosphäre, in geringerem Maass auf den Sauerstoff derselben. Mit der Wurzel saugt sie vor Allem das Ammoniak und die Kohlensäure, dann aber auch bestimmte Salze an. Für diese Auswahl mittelst der Wurzel übt die Ackererde selbst schon eine vorbereitende Wirkung aus, indem sie gleichfalls geneigt ist Ammoniak und Kohlensäure, sowie unter den Salzen diejenigen, die für die Vegetation besonders nützlich sind, in grösserer Menge zu absorbiren. Es sind namentlich die Salze des Kali und der Phosphorsäure, auf welche die humusreiche Ackererde eine starke Anziehung ausübt, weniger die

*) Mulder, Versuch einer allgemeinen physiologischen Chemie. Braunschweig 1844. Liebig, die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie, 7. Aufl. Braunschweig 1862.

Salze der Schwefelsäure, des Natron oder Kalk, der Bittererde, das Eisen und Mangan. Aus diesem Grunde hat auch die Beschaffenheit der Ackererde auf die Vegetation den grössten Einfluss. Manche Pflanzen verkümmern, wenn sie in einen andern Boden versetzt werden, andere ändern wesentlich ihre Beschaffenheit.

Die anziehende Kraft, welche die humusreiche Ackererde gegen die genannten anorganischen Salze ausübt, ist so gross, dass sie aus Lösungen dieselben fast ganz an sich zieht und nahezu reines Wasser zurücklässt. Dass aber ausserdem die Wurzel selbst noch besondere Anziehungskräfte äussert erhellt daraus, dass das Mengenverhältniss der anorganischen Bestandtheile der Pflanze oft sehr verschieden ist von dem Mengenverhältniss der anorganischen Bestandtheile des Bodens. Es wäre hiernach eine ganz unrichtige Vorstellung, wenn man glaubte, die Flüssigkeit der Ackererde werde unmittelbar als solche von der Wurzel aufgesaugt, es ist vielmehr die Lösung, welche in die Wurzel eintritt, ganz verschieden zusammengesetzt von der Lösung, welche sie aussen umgibt. Da dieser selbe Fall im Allgemeinen bei den endosmotischen Erscheinungen stattfindet, so hat dies nichts Räthselhaftes. Die Factoren im Einzelnen nachzuweisen, welche hier die Endosmose gerade so und nicht anders bestimmen, ist aber bis jetzt noch nicht möglich gewesen. Chemische Anziehungen spielen bei dieser Endosmose, wie auch bei der Absorption der atmosphärischen Gase durch die Oberfläche der Pflanze, offenbar eine Hauptrolle *).

§. 53. Die Bewegung der Nahrungssäfte in der Pflanze.

Die Aufnahme von Wasser, Ammoniak, Kohlensäure und Salzen durch die Wurzel, von Kohlensäure und Sauerstoff durch die freie Oberfläche der Pflanze ist begleitet von einer steten Bewegung der assimilirt werdenden Nahrungsstoffe im Innern des pflanzlichen Organismus. Das Wasser, welches die aus dem Boden stammenden Nahrungstoffe gelöst enthält, wird von den oberflächlichen Zellen der Wurzelrinde aufgenommen, es tritt aus diesen sogleich in das Holz der Wurzel über und steigt nun im Holze durch den Stamm und die Aeste in die Höhe, bis es zu den Blättern gelangt. Auf diesem Wege von der Wurzelrinde an durch das Holz bis in die Blätter nennt man die aufgenommene Lösung noch den rohen Nahrungssaft, desshalb weil die Lösung auf diesem ganzen Wege noch nicht jene chemischen Metamorphosen erfährt, durch die sie zur Ernährung geeignet wird. Dies geschieht erst in den Blättern, in welchen dem Nahrungssaft durch die aufgenommene Kohlensäure die nothwendige Quantität Kohlenstoff zugeführt wird, und in welchen unter dem Einfluss des Lichtes die Nahrungsstoffe in ihre organischen Verbindungen eintreten. Der so umgewandelte Nahrungssaft tritt nun aus den Blättern in die Rinde der Aeste, dann des Stammes über und geht auf diesem Weg bis in die Wurzelrinde zurück. Der durch die Wurzel aufgenommene Nahrungssaft macht also eine Art von Kreis-

*) Liebig, chemische Briefe, 4. Aufl. Bd. 2.

lauf durch die Pflanze, in dessen Mitte erst die atmosphärischen Nahrungsstoffe sich ihm beimengen.

Der Beweis dafür, dass der Nahrungssaft in der angegebenen Weise sich in der Pflanze bewegt, und dass derselbe erst in den Blättern die zu seiner Assimilation günstige Beschaffenheit empfängt, liegt in folgenden Versuchen: schneidet man die Rinde einer Pflanze ringförmig bis auf das Holz durch, so werden die über dem Schnitt gelegenen Theile fortan ernährt, die unter dem Schnitt gelegene Rinde verkümmert; schneidet man dagegen mit Schonung der Rinde das Holz quer durch, so stirbt der oberhalb des Schnittes gelegene Theil der Pflanze gänzlich ab *).

Die Kraft für das Aufsteigen des Saftes in der Pflanze rührt wahrscheinlich vorzugsweise von der fortan stattfindenden Wasserverdunstung an der Oberfläche her. Das Absteigen des assimilationsfähig gewordenen Saftes in der Rinde lässt sie jedoch unerklärt, und bleibt für dasselbe nur eine chemische Anziehungskraft übrig, die von den Zellen der Rinde ausgeht, während in ihnen der Chemismus der Assimilation thätig ist. Den Zellen der Rinde gegenüber sind die Zellen und Gefässe des Holzes schon desshalb als mehr passive Circulationsorgane zu betrachten, weil in ihnen der rohe Nahrungssaft keine wesentliche Metamorphose erfährt, und es findet dies seine Bestätigung darin, dass der Vegetationsprocess in dem Holze eigentlich schon zum Stillstand gekommen ist. Dass die jüngeren, weicheren Schichten des Holzes vorzugsweise den Saft führen, ist wahrscheinlich in der grösseren Permeabilität der Zellenwandungen begründet.

§. 54. Die Pflanze ein Reductionsorganismus.

Da die Pflanze bei ihrer Ernährung die aufgenommene Kohlensäure und einen Theil des aufgenommenen Wassers in ihre Bestandtheile zersetzt, um sämmtlichen dabei frei gewordenen Kohlenstoff und Wasserstoff zurückzubehalten, einen Theil des frei gewordenen Sauerstoffs aber nach aussen abzugeben, und da zudem die Menge des aus der Atmosphäre aufgenommenen Sauerstoffs weit geringer ist als diese ausgeschiedene Sauerstoffmenge, so ist man berechtigt die Pflanze im Ganzen als einen Reductionsorganismus zu bezeichnen. Sie wandelt die sauerstoffreicheren Verbindungen Kohlensäure und Wasser in sauerstoffärmere um und scheidet als das Product dieser Reduction freien Sauerstoff aus. Da die Pflanze ferner bei ihrer Ernährung aus den einfach zusammengesetzten unorganischen Verbindungen, vorzüglich Kohlensäure, Wasser und Ammoniak, die sehr zusammengesetzten organischen Verbindungen erzeugt, so beruht der Chemismus ihrer Ernährung wesentlich auf einer Synthese. Doch bezeichnen Reduction und Synthese nur den allgemeinen Verlauf der pflanzlichen Ernährungsthätigkeit, in welcher im Einzelnen ebenso gut Oxydationen und analytische Vorgänge eine Rolle spielen.

---

*) Mohl, die vegetabilische Zelle, S. 224, Wagners Handwörterb. Bd 4.

Auf die Oxydationsvorgänge, die bei der pflanzlichen Ernährung vorkommen, haben wir in der Lehre vom chemischen Stoffwechsel der Zelle schon hingewiesen; wir mussten dort schon aus den Producten, welche der Chemismus der Zelle erzeugt, auf derartige Oxydationsprocesse zurückschliessen. Ihre Bestätigung empfängt aber jene Schlussfolgerung durch die Thatsache, dass bei dem Gaswechsel der ganzen Pflanze fortwährend eine Sauerstoffaufnahme aus der Atmosphäre mit Zurückgabe einer geringen Menge von Kohlensäure an dieselbe stattfindet. Ebenso wenig ist aber die Pflanze ausschliesslich ein synthetischer Organismus. Schon die Zerlegung der Kohlensäure und des Wassers in ihre Bestandtheile beruht auf Analyse, obgleich diese allerdings nur unter dem Einfluss der unmittelbar sich anreihenden Synthese erfolgt. Dagegen beruht der allmälige Verbrauch der Pflanzenbestandtheile unverkennbar auf einem analytischen Zerfallen, das dem Zerfall der Bestandtheile des Thierleibs analog ist.

B. Die Ernährung der Thiere.

§. 55. Uebergang der durch die Pflanze bereiteten Nahrungsstoffe in den Thierkörper.

Das Thier besteht gleich der Pflanze aus verbrennlichen und aus feuerbeständigen Verbindungen. Beide werden im Verlauf der Ernährung fortan aufgenommen und wieder ausgeschieden. Die feuerbeständigen Stoffe erfahren ähnlich wie in der Pflanze geringere Veränderungen: viele derselben erscheinen in den Ausscheidungen in derselben Form wieder, in der sie aufgenommen wurden. Dagegen erfahren auch hier die verbrennlichen oder eigentlich organischen Substanzen sehr bedeutende Metamorphosen. Diese Metamorphosen sind aber im Allgemeinen anderer Art als die Metamorphosen, welche die Stoffe in der Pflanze erleiden. Das Thier entnimmt nämlich die Stoffe, aus welchen es seinen Leib zusammensetzt, nicht unmittelbar der unorganischen Natur, sondern den Pflanzen, in welchen die Elemente der unorganischen Verbindungen bereits zu organischen Verbindungen zusammengetreten sind. Das Thier vermag nicht unmittelbar aus Kohlensäure, Wasser, Ammoniak und Salzen seine Gewebe zu bilden, sondern es setzt sie aus den Kohlenhydraten, Fetten und Albuminaten zusammen, aus welchen die pflanzlichen Gewebe bestehen, und welche in wenig veränderter Form zu Gewebsbestandtheilen des Thieres werden.

Zunächst entnehmen die pflanzenfressenden Thiere der Pflanze die gewebebildenden Stoffe, aus jenen gehen sie dann in den Leib der fleischfressenden Thiere über. Auch die Bestandtheile der Thiere stammen also in letzter Instanz aus der Atmosphäre und aus dem Boden. Denn das Thier assimilirt nichts was nicht vorher die Pflanze assimilirt hätte, und die Pflanze ist vollständig aus Bestandtheilen der Atmosphäre und des Bodens zusammengesetzt.

Die chemischen Verbindungen, welche den Körper der Pflanzen und

der Thiere bilden, sind entweder identisch oder einander in hohem Grad ähnlich. So sind die Albuminate, der Zucker, einige Fette, einige stickstofffreie Säuren in beiden organischen Reichen von wesentlich gleicher Zusammensetzung, andere Körper, namentlich die organischen Basen, sind wenigstens in beiden von ähnlicher Zusammensetzung. Ausserdem enthält die Pflanze weit mehr Stoffe, die im Thierreich gar nicht vorkommen, als das Thier Stoffe enthält, die im Pflanzenreich nicht vertreten sind, und die Stoffe letzterer Art gehören sämmtlich dem normalen Zersetzungsprocess der thierischen Gewebe an. So kommen einige der wichtigsten Pflanzenbestandtheile, die Cellulose, die Stärke, viele stickstofffreie Säuren, die ätherischen Oele, die Pflanzenbasen, nicht in dem Thierkörper vor. Von den Thierbestandtheilen sind es hauptsächlich Auswurfsstoffe oder ihnen nahestehende Körper, die der Pflanze fehlen, wie Harnstoff, Kreatin, Harnsäure, die Gallensäuren u. s. w. Daraus folgt, dass das Thier seine eigentlich gewebebildenden Bestandtheile unmittelbar und ohne wesentliche Metamorphose der Pflanze entnimmt. Die Fähigkeit aus irgend andern Verbindungen, welche die gleichen Grundstoffe enthalten, seine gewebebildenden Bestandtheile zusammenzusetzen geht dem Thier ab. Seine Ernährung stockt daher, sobald die Bezugsquelle von der Pflanze direct oder indirect unterbrochen wird.

Finden sich aber auch nahezu die sämmtlichen Bestandtheile des Thierleibes vorgebildet in der Pflanze, so sind sie doch einerseits in dieser in ganz andern Mengenverhältnissen als in irgend einem thierischen Gewebe enthalten, und anderseits geht dem Thiere keineswegs die Fähigkeit ganz ab, die gewebebildenden Stoffe der Pflanze bis zu einem gewissen Grade zu verändern, um sie zu seiner eigenen Gewebebildung fähig zu machen.

Rücksichtlich der Mengenverhältnisse, in welchen das Thier die gewebebildenden Pflanzenbestandtheile assimilirt, verhält dasselbe sich vollkommen ähnlich der Pflanze selbst, die gleichfalls zunächst mit ihren aufnehmenden Organen, den grünen Theilen und den Wurzeln, eine gewisse Auswahl trifft und endlich auch noch in jedem einzelnen Elementartheil diese Auswahl wiederholt, da jeder Ernährungsprocess, je nachdem er in den Zellen und Gefässen des Stammes, der Blätter oder der Wurzeln vor sich geht, verschiedene Producte liefert. Auch in dem Thier findet sich diese doppelte Auswahl der zur Ernährung dargebotenen und tauglichen Stoffe: zunächst eine Auswahl durch die Aufnahmsorgane und sodann noch eine besondere Auswahl durch die Elementartheile der einzelnen Gewebe und Organe. Durch die Aufnahmsorgane, nämlich die resorbirenden Blut-, Chylus- und Lymphgefässe nebst den zugehörigen Drüsen, wird eine an den verschiedensten Stellen fast völlig gleichartige Ernährungsflüssigkeit hergestellt, das Blut. Das Blut entspricht dem organisirten Nahr-

ungssaft der Pflanze, der sich von den Blättern an nach abwärts bewegt, es unterscheidet sich von demselben wesentlich darin, dass es selbst organisirte Elemente, Zellen, enthält, die sich in und mit dem Nahrungssafte bewegen, und die in concentrirter Form die hauptsächlichsten Nahrungsstoffe, namentlich Albuminate, enthalten. Die Blutzellen sind auf dem Weg durch die Blut-, Chylus- und Lymphdrüsen entstanden: diese Drüsen haben die Function aus dem rohen Nahrungssaft, der in sie eindringt, eine Flüssigkeit mit organisirten Elementen zu schaffen.

Die Blutzellen bestehen aus einem in Wasser gequollenen und an Alkali gebundenen eiweissartigen Körper, dem Globulin, und dem innig damit gemengten eisenhaltigen Farbstoff des Blutes, dem Hämatin, von Salzen führen sie überwiegend Chlorkalium und phosphorsaures Kali. Die Blutflüssigkeit enthält eine viel kleinere Menge gelöster Alkali-Albuminate, Eiweiss und Faserstoff, unter den Salzen überwiegt das Chlornatrium und das phosphorsaure Natron. In geringerer Menge kommen den Blutzellen und der Blutflüssigkeit gemeinsam zu das schwefelsaure Kali, die phosphorsaure Kalk- und Bittererde. Ausserdem enthält die Blutflüssigkeit in sehr kleinen Quantitäten einige Bestandtheile der Secrete, wie Harnstoff, Kreatin, Kreatinin. Aus dieser Zusammensetzung der Blutzellen einerseits, der Blutflüssigkeit anderseits ergibt sich, dass die organisirten Elemente, die Zellen es sind, aus welchen vorwiegend die Gewebe und Organe sich ernähren, während die Blutflüssigkeit im Gegentheil hauptsächlich die bereits zersetzten Gewebsbestandtheile führt.

Es ergibt sich dies nämlich 1) aus dem weit grösseren Albuminatgehalt der Blutzellen, 2) aus ihrem Salzgehalt gegenüber dem Salzgehalt der Blutflüssigkeit: die Blutzellen enthalten in überwiegender Menge phosphorsaure Salze und Kalisalze, die Blutflüssigkeit Chlorsalze und Natronsalze, und es folgt die Substanz der Gewebe in Bezug auf ihren Salzgehalt der Zusammensetzung der Blutzellen, es folgen hiegegen die Excretionsflüssigkeiten der Zusammensetzung der Blutflüssigkeit, 3) endlich aus der Thatsache, dass die organischen Excretionsstoffe, wie der Harnstoff, ausschliesslich in der Blutflüssigkeit vorkommen.

Das Blut enthält in concentrirter Form die sämmtlichen Nahrungsstoffe des Thierleibes. Von den durch die Pflanze erzeugten organischen Stoffen gehen daher alle diejenigen nicht in die normale Zusammensetzung des Blutes ein, die für den Aufbau der thierischen Gewebe nicht verwendbar sind, sei es dass sie gar nicht in das Blut aufgenommen werden können, wie die Cellulose, oder dass sie noch vor ihrer Aufnahme verändert werden, wie das schon im Darm in Zucker übergehende Stärkmehl; andere Stoffe gehen wegen ihrer raschen Diffusionsfähigkeit zwar in das Blut über, werden aber aus diesem entweder schnell wieder ausgeschieden, wie die ätherischen Oele, oder rasch umgewandelt, wie die Pflanzensäuren, die zunächst an freie Alkalien gebunden werden und dann in kohlensaure Alkalien übergehen.

Von den sämmtlichen Bestandtheilen der Pflanze sind es daher allein die Fette, die Kohlenhydrate, die Albuminate und gewisse unorganische Salze, die für den Wiederersatz der Blutbestandtheile unerlässlich sind. Diese vier Gruppen von Stoffen enthält daher auch das Blut als normale Bestandtheile. Indem nun diese Bestandtheile in Berührung treten mit den einzelnen Geweben und Organen, geschieht durch diese aus der fast constant zusammengesetzten Ernährungsflüssigkeit eine zweite Auswahl von Nahrungsstoffen, bei welcher jedes Gewebe die ihm homogenen Bestandtheile anzieht und assimilirt. Das Blut verändert sich daher in seiner Zusammensetzung, indem es sich durch die Gewebe und Organe des Körpers bewegt und an diese theils Stoffe abgibt theils aus ihnen Stoffe aufnimmt. Man bezeichnet allgemein die in die Organe strömende Ernährungsflüssigkeit als arterielles Blut, die aus den Organen tretende Ernährungsflüssigkeit als venöses Blut. Bei weitem in den meisten Geweben wird das Blut eines Theils seiner ernährenden Bestandtheile beraubt und führt dafür Zersetzungsproducte der Gewebe aus. Im Allgemeinen ist daher das arterielle Blut an Ernährungsstoffen, das venöse Blut an Zersetzungsstoffen reicher. Von dem Gehalt an einem der wichtigsten Ernährungsstoffe, an Sauerstoff, rührt die hellrothe Farbe des Arterienblutes, von dem Gehalt an einem der wichtigsten Zersetzungsstoffe, der Kohlensäure, die dunkelrothe Farbe des Venenblutes her. Eine Ausnahmsstellung nehmen gegenüber den andern Organen die Lungen ein, da in den Lungen das Blut nicht seiner Ernährungsstoffe beraubt, sondern vielmehr mit ernährendem Sauerstoff geladen wird. Das in die Lungen strömende Arterienblut, welches aus sämmtlichen Venen unter Beimengung des aus dem Darm kommenden Chylus sich sammelt, ist daher dunkelroth, das aus den Lungen tretende Venenblut, welches dann vom Herzen als Arterienblut in alle Körperorgane getrieben wird, ist umgekehrt hellroth. Eine Ausnahmsstellung ähnlicher Art kommt der Leber zu, indem auch der grösste Theil des in sie eintretenden Blutes Venenblut ist, das aus andern Organen abfliesst; das aus ihr ausströmende Blut aber gelangt dann erst in die Lungen, um in denselben gleich dem übrigen Blut der Körpervenen in das hellrothe Blut der Körperarterien umgewandelt zu werden.

Als eigentlich gewebebildende Stoffe lassen sich von den drei Gruppen organischer Körper, die im Blute vorkommen, nur die Albuminate und Fette bezeichnen. Die Kohlenhydrate sind nur durch den Traubenzucker vertreten, der in übrigens sehr geringer Menge in der Blutflüssigkeit vorkommt und als solcher sich jedenfalls nicht an der Gewebebildung betheiligt. Dagegen sind bestimmte anorganische Stoffe, namentlich die phosphorsauren Erden und Alkalien, der kohlensaure Kalk, die Chloralkalien und das Eisen, zu den gewebebildenden Stoffen zu rechnen.

Ueber die besonderen Unterschiede des arteriellen und venösen Blutes, sowie über die Veränderungen desselben in Lunge, Leber u. s. w. vergl. die spec. Physiologie des Blutes.

§. 56. Metamorphosen der Nahrungsstoffe im Thierkörper.

Sowohl bei der ersten Auswahl der Nahrungsstoffe durch das Blut als bei der zweiten Auswahl durch die einzelnen Gewebe erfahren die der Pflanze entnommenen Stoffe im Thierleibe bestimmte Metamorphosen.

Die Fette, welche die Pflanze enthält, gehen, wenn sie als Fette assimilirt werden, schon im Blute sogleich in die drei thierischen Fette, Palmitin, Stearin und Olein, über, sofern sie nicht schon in der Pflanze als diese Fette enthalten sind. Diese drei Fette werden theils an verschiedenen Stellen des Körpers abgelagert, theils nehmen sie im Blute, unmittelbar oder nachdem sie aus ihren Ablagerungen wieder resorbirt worden sind, reichlich Sauerstoff auf und verbrennen dadurch vollständig zu Kohlensäure und Wasser.

Wahrscheinlich stammen die eigenthümlichen Fette des Gehirns aus den drei genannten Fetten unter Mitbetheiligung von Eiweisskörpern, ebenso die Gallensäuren.

Von den Kohlenhydraten der Pflanze kann das Thier das Stärkmehl, den Traubenzucker und Rohrzucker, vielleicht in sehr geringer Menge auch die Cellulose aufnehmen. Von ihnen geht aber nur der Traubenzucker unverändert in das Blut über, die andern werden noch vor dem Uebertritt ins Blut in Traubenzucker umgewandelt. Der Milchzucker bildet sich wahrscheinlich unmittelbar aus dem Traubenzucker des Blutes. Ein Theil des im Blut enthaltenen Traubenzuckers dagegen geht unter Sauerstoffaufnahme in Ameisensäure, Essigsäure, Buttersäure und namentlich in Milchsäure über, ein anderer Theil wandelt sich in die Fette um. Im Allgemeinen also haben die stickstofffreien Säuren des Thierkörpers eine Hauptquelle in dem assimilirten Zucker. Auf diesem Wege spaltet sich endlich der Zucker unter fortgesetzter Sauerstoffaufnahme in Kohlensäure und Wasser als seine Endproducte.

Der Uebergang der Kohlenhydrate in die Fette geschieht wahrscheinlich, ähnlich wie in die andern stickstofffreien Säuren, durch einen Gährungsprocess, setzt also die Gegenwart von Albuminaten als Gährungserregern voraus. Eine Milchsäure- und Buttersäuregährung lässt sich bekanntlich mit dem Zucker auch ausserhalb des Thierkörpers einleiten, so zerfällt z. B. 1 Atom Zucker in 4 Atome Wasserstoff und Kohlensäure und in 1 Atom Buttersäurehydrat ($C_{12}\ H_{12}\ O_{12} = 4H + 4CO_2 + C_8\ H_8\ O_4$), eine Fettsäuregährung ist ausserhalb des Organismus noch nicht beobachtet. Das Glyceryloxyd kann man sich aus einer Oxydation des Zuckers hervorgegangen denken ($C_{12}\ H_{12}\ O_{12} + 3O = C_9\ H_6\ O_3 + 6\ HO + 3\ CO_2$). Bei der Bildung der Fettsäure muss umgekehrt eine Reduction, eine Ausscheidung von Sauerstoff stattfinden. Man kann sich also die Fette entstanden denken durch Spaltung des Zuckeratoms, wobei das eine Spaltungsproduct Sauerstoff aufnimmt, das andere Sauerstoff abgiebt *).

*) Vergl. Liebig, Thierchemie, 3. Aufl. S 103.

Die verschiedenenen Albuminate, welche das Thier der Pflanze entnimmt, können im Thierleibe leicht in einander übergehen. Zunächst werden wahrscheinlich alle bei der Ernährung zur Verwendung kommenden Albuminate in den Eiweisskörper der Blutzellen, das Globulin, umgewandelt. Aus dem Globulin nehmen dann die verschiedenen Eiweisskörper und ihre Derivate, leimgebende, elastische und Harnsubstanz, welche die einzelnen Gewebe zusammensetzen, ihren Ursprung. Hierbei erfährt der aufgenommene Eiweisskörper nachweislich im Gewebe selbst erst die hauptsächlichsten Veränderungen. Die jugendlichen Zustände des Gewebes (z. B. die jüngsten Schichten der Oberhautzellen, das Schleimgewebe unter den Bindesubstanzen) stehen immer in Bezug auf ihre chemische und physikalische Beschaffenheit dem eigentlichen Albumin noch näher.

Die Umwandlung, welche die Eiweisskörper beim Uebergang in ihre gewebebildenden Derivate erfahren, besteht hauptsächlich in einer schwachen Oxydation. In den Geweben selbst zersetzen sich fortwährend diese Substanzen, und die stickstoffhaltigen Zersetzungsproducte, welche sie hierbei an die Blutflüssigkeit abgeben, sind noch weit reicher an Sauerstoff als sie selber. Die ganze Zersetzung der Gewebe, wodurch sie schliesslich in die stickstoffhaltigen Excretionsstoffe übergehen, beruht also auf einer fortschreitenden Oxydation.

Die Excretionsstoffe aber, welche auf diese Weise entstehen, wie das Glycin, Kreatin, der Harnstoff, die Harnsäure, sind nicht bloss verhältnissmässig reich an Sauerstoff, sondern sie besitzen auch im Verhältniss zu dem Kohlenstoff und Wasserstoff, den sie enthalten, einen sehr hohen Stickstoffgehalt. Hieraus folgt, dass nicht aller Kohlenstoff nnd Wasserstoff der Eiweisskörper in den stickstoffhaltigen Zersetzungsproducten des Thierleibes enthalten sein kann, sondern dass ein beträchtlicher Theil desselben in stickstofffreie Verbindungen übergeht. Dies kann nur geschehen, wenn bei der Zersetzung der gewebebildenden Stoffe neben der Oxydation Spaltungen in stickstoffhaltige und stickstofffreie Paarlinge eintreten. Als stickstofffreie Zersetzungsproducte dieser Art sind ohne Zweifel der Inosit und die Milchsäure zu betrachten, von denen besonders die letztere beim Stoffwechsel der Muskeln in reichlicher Menge gebildet wird, Auf dem nämlichen Wege entseht wahrscheinlich in der Leber der Traubenzucker. Endlich ist es nicht unwahrscheinlich, dass durch derartige Spaltungen sogar die Fette aus Eiweisskörpern entstehen können. Die durch Spaltung der Albuminate entstandenen stickstofffreien Substanzen nehmen noch weiterhin Sauerstoff auf und verbrennen dadurch schliesslich, wie dies bei den Fetten und Kohlenhydraten näher geschildert wurde, in Kohlensäure und Wasser. Die stickstoffhaltigen Spaltungsproducte dagegen haben die Neigung sich noch weiter unter Sauerstoffaufnahme in stickstoffhaltige und stickstofffreie Paarlinge zu spalten. Der letzte stickstoffhaltige Paarling, der dabei

immer entsteht, und der nicht mehr weiter zersetzt werden kann, ist das Ammoniak, die letzten stickstofffreien Spaltungsproducte aber sind Kohlensäure und Wasser.

Der Uebergang der Albuminate durch Spaltung in Fette kann noch nicht als direct erwiesen angesehen werden. Er wird aber im höchsten Grad wahrscheinlich durch die Thatsache, dass bei einer fast ausschliesslichen Fütterung mit Albuminaten die Fettbildung im Thierkörper fortan von statten geht.

Die relative Zunahme des Sauerstoff- und Stickstoffgehalts der stickstoffhaltigen Zersetzungsproducte der Albuminate ergiebt sich aus folgender Zusammenstellung:

Albumin . .	C_{144}	H_{112}	N_{18}	S_2	O_{44}
Leucin . . .	C_{12}	H_{13}	N		O_4
Tyrosin . .	C_{18}	H_{11}	N		O_6
Kreatin . .	C_8	H_9	N_3		O_4
Kreatinin . .	C_8	H_7	N_3		O_2
Harnsäure .	C_{10}	H_4	N_4		O_6
Allantoin . .	C_8	H_6	N_4		O_6
Sarkosin . .	C_6	H_7	N		O_4
Glycin . . .	C_4	H_5	N		O_4
Harnstoff . .	C_2	H_4	N_2		O_2

Viele dieser Zersetzungsproducte konnten schon künstlich durch Oxydation aus einander dargestellt werden. So liefern die Albuminate selbst und ihre Derivate Leucin und Tyrosin nebst Glycin. Das Kreatin geht in Sarkosin und Harnstoff über. Die Harnsäure liefert bei ihrer Oxydation Harnstoff, Allantoin, Oxalsäure und Kohlensäure Der Harnstoff endlich zerfällt durch einfache Aufnahme von 2 Atomen Wasser in Kohlensäure und Ammoniak.

Bei diesem Zerfall trifft die Oxydation sowohl die stickstofffreien als die stickstoffhaltigen Zersetzungsproducte der Albuminate, aber im Allgemeinen die ersteren im höheren Grade. Es ergiebt sich dies aus folgender Zusammenstellung:

Albumin enthält	1 Aeq N	auf	8	Aeq. C,
	1 Aeq. O	„	$3^3/_4$	Aeq. C,
Kreatin enthält	1 Aeq. N	„	$2^2/_3$	Aeq. C,
	1 Aeq. O	„	2	Aeq. C,
Harnsäure enthält	1 Aeq. N	„	$2^1/_2$	Aeq. C,
	1 Aeq. O	„	$1^1/_2$	Aeq. C,
Glycin enthält	1 Aeq. N	„	4	Aeq. C,
	1 Aeq. O	„	1	Aeq. C,
Harnstoff enthält	1 Aeq. N	„	1	Aeq. C,
	1 Aeq. O	„	1	Aeq. C.

Stearinsäure	enthält	1 Aeq. O	auf	9	Aeq. C,
Buttersäure	„	1 Aeq. O	„	2	Aeq. C,
Glycerin	„	1 Aeq. O	„	1	Aeq. C,
Zucker	„	1 Aeq. O	„	1	Aeq. C,
Milchsäure	„	1 Aeq. O	„	1	Aeq. C,
Oxalsäure	„	1 Aeq. O	„	$^1/_2$	Aeq. C.

Was jedoch im Allgemeinen für die Zersetzungsproducte der Albuminate gilt, das gilt desshalb keineswegs für jedes einzelne derselben. So sind z. B.

Leucin und Tyrosin minder stickstoffreich und nicht erheblich sauerstoffreicher als Albumin (beide enthalten 1 O auf 3 C, Leucin 1 N auf 12 C, Tyrosin 1 N auf 18 C), die fetten Säuren sind im Verhältniss zu ihrem Kohlenstoffgehalt meist sogar sauerstoffärmer als die Albuminate (Stearinsäure und Oelsäure 1 O auf 9 C, Palmitinsäure 1 O auf 8 C).

Von den drei organischen Nahrungsstoffen der Thiere, den Fetten, Kohlenhydraten und Albuminaten, erfahren nach Obigem die Fette die geringste Metamorphose: abgesehen von der Umwandlung einzelner Pflanzenfette in thierisches Fett und verschiedener Fettsubstanzen des Thierleibes in einander, können dieselben nur unter Sauerstoffaufnahme aus der Luft einen Oxydationsprocess eingehen, durch den sie zu Kohlensäure und Wasser verbrennen. Schon beträchtlicher sind die Veränderungen, welche die Kohlenhydrate erfahren können: sie wandeln sich nicht nur in einander um, sondern gehen auch durch Sauerstoffaufnahme in stickstofffreie Säuren, wie die Milchsäure, ferner durch einen aus Oxydation und Reduction gemischten Process in Fette über. Am meisten Veränderungen aber erfahren endlich die Albuminate: der eine Eiweisskörper metamorphisirt sich in den andern, aus den Eiweisskörpern entstehen ihre gewebebildenden Derivate, theils aus den letztern, theils aus den Eiweisskörpern selber bilden sich dann Oxydations- und Spaltungsproducte. Auf diesem Weg der Oxydation und Spaltung der Eiweisskörper entstehen auf der einen Seite Kohlenhydrate, stickstofffreie Säuren, Fette, auf der andern Seite stickstoffhaltige Säuren und Basen. Ausserdem aber haben die Eiweisskörper für alle Metamorphosen des Stoffs im Thierleibe eine sehr grosse Bedeutung als Fermentsubstanzen. Durch ihre gährungserregende Wirkung bedingen sie wahrscheinlich die meisten Umwandlungen der Fette, der Kohlenhydrate und ihrer eigenen Spaltungsproducte.

Von den drei Klassen seiner Nahrungsstoffe besitzt der Thierkörper das Vermögen, die zwei ersten, die Fette und Kohlenhydrate, selbst zu erzeugen. Beide können daher bis zu einem gewissen Grade in der aufgenommenen Nahrung entbehrt werden. Aber das Vermögen Albuminate zu erzeugen besitzt der Thierkörper nicht. Sie muss er daher als solche von aussen aufnehmen, und sogar die nächsten Derivate der Eiweisskörper, leimgebende, elastische und Harnsubstanz, können in dieser Hinsicht die Eiweisskörper selbst nicht ersetzen.

§. 57. Das Thier ein Oxydationsorganismus.

Der Stoffwechsel im Thierleibe erweist sich im Ganzen betrachtet als ein grossartiger Oxydationsprocess. Die Zersetzungsproducte, welche der Thierkörper aus den Fetten, Kohlenhydraten und Albuminaten erzeugt, sind durchweg sauerstoffreicher als diese Stoffe selber. Aber im Einzelnen laufen neben der Oxydation sowohl einfache Spal-

tungen als sogar Reductionsprocesse einher. Die Endproducte, in welche in Folge dieser Processe die stickstofffreien Verbindungen des Thierleibes zerfallen, sind Kohlensäure und Wasser, die Endproducte der stickstoffhaltigen Bestandtheile sind Kohlensäure, Wasser und Ammoniak oder solche Stoffe, die sehr leicht in diese drei Verbindungen zerfallen. Kohlensäure, Wasser und Ammoniak, dieselben Stoffe, aus welchen die Pflanze ihre organischen Bestandtheile aufbaut, sind also die Endproducte der thierischen Stoffmetamorphose.

Dass nicht ausschliesslich Oxydationsprocesse den thierischen Stoffwechsel zusammensetzen, erhellt aus mehreren Punkten unserer Darstellung. So ist namentlich bei der Entstehung der Fette aus Kohlenhydraten neben der Oxydation eine Reduction anzunehmen, das Nämliche galt in Bezug auf die wahrscheinliche Entstehung der Fette aus Albuminaten. Die Bezeichnung Oxydationsprocess für die thierische Stoffmetamorphose trifft also, ähnlich wie die Bezeichnung Reductionsprocess für die pflanzliche, nur im Allgemeinen den Gesammtverlauf der geschehenden Umwandlungen.

Im normalen Zustand des Organismus wird die gesammte Menge des Stickstoffs nicht in der Form von Ammoniak ausgeschieden, sondern in Form von Verbindungen, die noch Kohlenstoff enthalten, die aber leicht entweder in Kohlensäure, Wasser und Ammoniak oder in Kohlensäure und Ammoniak zerfallen. Solche Verbindungen sind namentlich die Harnsäure, der Harnstoff, sodann in geringeren Quantitäten Kreatin und Kreatinin, die Gallensäuren, die Farbstoffe des Harns und der Galle. Alle diese Stoffe gehen jedoch schon bei der normalen Zersetzung der Excrete ausserhalb des Organismus meist unter Sauerstoffaufnahme in Kohlensäure, Wasser und Ammoniak über.

Als ein wesentlicher Bestandtheil der Albuminate ist noch der Schwefel zu berücksichtigen. Dieser wird im Lauf des Stoffwechsels oxydirt in Schwefelsäure, die in der Gestalt schwefelsaurer Salze den Organismus verlässt. Es ist dies der wesentliche Punkt, in welchem der Gehalt der Ausscheidungen an unorganischen Salzen abweicht von dem Gehalt der Nahrungsstoffe. Die Ausscheidungen zeigen einen Mehrgehalt an Schwefelsäure, der organischen Ursprungs ist, aus der Oxydation der Albuminate stammt. Man müsste also streng genommen, Kohlensäure, Wasser, Ammoniak und Schwefelsäure als die Zersetzungsproducte der organischen Bestandtheile des Thierkörpers nennen. Man vernachlässigt gewöhnlich die auf diesem Weg entstandene Schwefelsäure nur wegen der geringen Menge, in der sie, dem geringen Schwefelgehalt der Albuminate entsprechend, zum Vorschein kommt.

§. 58. Der Kreislauf der Stoffe im Pflanzen- und Thierreich.

Ein vergleichender Blick auf die allgemeinen Gesetze der Ernährung der Pflanzen und der Thiere zeigt, dass die Ernährungsprocesse in beiden Reihen von Organismen rücksichtlich ihres allgemeinen Verlaufes wesentlich verschieden sind, dass aber eben wegen dieser Verschieden-

heit beide Ernährungsprocesse innig mit einander zusammenhängen. Die Pflanze ist ein Reductionsorganismus. Aus den einfachen Verbindungen Kohlensäure, Wasser, Ammoniak und aus einigen Salzen erzeugt sie unter vorwiegender Sauerstoffausscheidung ihre sämmtlichen Bestandtheile. Die wichtigsten dieser Bestandtheile, einige Kohlenhydrate, die Fette und die Albuminate, dienen dem Thier zur Ernährung. Aus ihnen baut es zunächst seine Gewebe auf. Es zersetzt dann aber fortan diese Gewebe, indem es bei der Respiration Sauerstoff aufnimmt. Das Thier ist ein Oxydationsorganismus, und die Endproducte, welche aus der Oxydation seiner Gewebe hervorgehen, sind Kohlensäure, Wasser, Ammoniak und unorganische Salze, die nämlichen Stoffe, welche der Pflanze zur Nahrung dienen. Die Zersetzungsproducte des Thierleibes bilden die Nahrungsmittel der Pflanze. Das Thier aber kann nur mittelst derjenigen chemischen Verbindungen sein Leben fristen, welche durch die Pflanzen bereits organisirt sind.

Hieraus ergiebt sich ein allgemeiner Kreislauf der Stoffe zwischen dem Pflanzen- und Thierreich. Beide Reiche der organischen Natur sind auf einander angewiesen. Die Pflanze assimilirt und organisirt die anorganischen Verbindungen, das Thier giebt seine organischen Bestandtheile wieder in anorganischer Form der Pflanze zurück.

Man bezeichnet die Umwandlung der Stoffe von den anorganischen Verbindungen an bis zu den complicirt zusammengesetzten organischen Verbindungen als progressive Stoffmetamorphose. Die Umwandlung von diesen organischen Verbindungen wieder rückwärts in die anorganischen Verbindungen bezeichnet man hingegen als regressive Stoffmetamorphose. Der Pflanze fällt wesentlich die progressive, dem Thier die regressive Metamorphose des Stoffs zu.

Es liegt im Begriff der Worte progressiv und regressiv, dass nur die höchsten Stufen der progressiven Stoffmetamorphose ausschliesslich als Producte dieser und nicht zugleich als Producte der regressiven Metamorphose vorkommen können. Diese höchsten Stufen der Stoffmetamorphosen sind die Albuminate. Bei den übrigen organischen Bestandtheilen der Pflanzen und Thiere kann dies sehr oft zweifelhaft sein, denn derselbe Körper kann oft bald der progressiven, bald der regressiven Metamorphose angehören. So ist z. B. der Traubenzucker von der Pflanze aus Kohlensäure und Wasser erzeugt progressiv, derselbe Zucker im Thier aus einer Spaltung von Albuminaten hervorgegangen ist regressiv. Ebenso können die Fette bald diese bald jene Bedeutung haben. Von den pflanzlichen Alkaloiden ist es zweifelhaft, ob man sie einer progressiven oder einer regressiven Metamorphose in der Pflanze zurechnen soll, oder ob unter ihnen nicht Repräsentanten beider Metamorphosen vorkommen. In der Pflanze laufen entschieden progressive und regressive Metamorphose neben einander. In dem Thiere ist die progressive Metamorphose jedenfalls ausserordentlich beschränkt: sie besteht hier in der Umwandlung von Kohlenhydraten in Fette, und eine schwache Andeutung derselben kann man auch in der Assimilation der Eiweisskörper und Fette finden, bei welcher gleichfalls in sehr beschränktem Grade Veränderungen in progressiver Richtung vorkommen können.

Indem das Thier mit seiner Ernährung auf die Pflanze, die Pflanze mit ihrer Ernährung auf das Thier angewiesen ist, entsteht zwischen beiden Organismen ein Wechsel der Stoffe, der niemals von dem Kreislauf, in welchen er einmal eingetreten ist, sich zu entfernen braucht, und der eben dadurch einen stetigen Gleichgewichtszustand in der Natur aufrecht erhält. Desshalb bildet das Gesetz des Stoffkreislaufs der Organismen eine Ergänzung zu dem allgemeinen Gesetz der Erhaltung aller Materie. Das letztere Gesetz sagt aus, dass die Materie ewig constant ist, dass kein einmal vorhandenes Atom jemals verschwinden kann; auf diesem Gesetz beruht die ganze Erhaltung der materiellen Welt. Das erstere Gesetz aber sagt aus, dass diejenige Materie, die in die Stoffbewegung der Organismen hineingezogen wird, für einen gegebenen Zustand der Welt ein unveränderlicher Bruchtheil der gesammten Materie ist; auf diesem Gesetz beruht die Erhaltung der organischen Welt in ihrem gegenwärtigen Zustande. Das Gesetz der Erhaltung der Materie ist das weitaus allgemeinere, es gilt ohne alle Rücksicht auf Zeit und Raum. Das Gesetz des constanten Kreislaufs der Stoffe ist zeitlich und räumlich beschränkt; in der besonderen Form, in der wir es beobachten, gilt es immer nur für einen gegebenen Zustand der Schöpfung.

2. Die Wechselwirkung der Kräfte im Pflanzen- und Thierkörper.

§. 59. Einfluss äusserer Kräfte auf die chemischen Verwandtschaftskräfte der Pflanzenstoffe.

Dass die Pflanze die unorganischen Verbindungen der Atmosphäre und des Bodens, die sie zu ihrer Ernährung bedarf, assimilirt, müssen wir offenbar auf die Aeusserung einer chemischen Verwandtschaftskraft zurückführen, welche schon in der ersten keimenden Zelle und dann in allen Elementartheilen, die aus ihr entspringen, gelegen ist. Diese Verwandtschaftskraft geht aus von den chemischen Verbindungen, welche die Elementartheile der Pflanze zusammensetzen, sie ist darum verschieden nach der Beschaffenheit dieser Elementartheile: von den grünen Blättern wird die Kohlensäure der Atmosphäre aufgenommen, durch die Wurzel treten neben gelöster Kohlensäure Ammoniak und Mineralbestandtheile. Aber die Aeusserung dieser chemischen Verwandtschaftskräfte geschieht nicht unter allen Verhältnissen, sondern sie setzt bestimmte äussere Bedingungen unerlässlich voraus. Das Getreidekorn, das im Winter in den Boden gepflanzt wird, beginnt erst im Frühjahr zu keimen; Bäume und Sträucher fangen erst unter dem Einfluss der Sonne an Knospen zu treiben, und die zum Leben der Pflanze erforderliche Kohlensäureaufnahme der Blätter geht nur

im Lichte vor sich. Es ist also wesentlich die Einwirkung von Wärme und Licht, durch welche die zuvor ruhende chemische Verwandtschaftskraft zur Aeusserung gebracht wird. In den Bestandtheilen der Wurzel und der Blätter selbst ist jene Verwandtschaftskraft nur als eine Tendenz zur chemischen Verbindung vorhanden, die wirkliche Verbindung kann erst geschehen unter dem Einfluss der äusseren Agentien der Wärme und des Lichtes.

Die Pflanze trennt unter dem Einfluss von Wärme und Licht die aufgenommenen Verbindungen Kohlensäure, Wasser und Ammoniak in ihre Bestandtheile; sie assimilirt Kohlenstoff, Wasserstoff, Stickstoff und zum Theil auch Sauerstoff aus denselben. Licht und Wärme sind also die Ursache, dass die Anziehung, welche die Bestandtheile der Pflanze auf den Kohlenstoff, Stickstoff und Wasserstoff ausüben, grösser wird als die Anziehung, durch welche diese Elemente in den Verbindungen der Kohlensäure, des Ammoniaks und Wassers gehalten werden. Unter dem Einfluss von Wärme und Licht treten der Kohlenstoff, Stickstoff, Wasserstoff und Sauerstoff aus den stabilen Verbindungen der Kohlensäure, des Wassers und Ammoniaks aus, um in die weit loseren Verbindungen der Eiweisskörper, Fette, Kohlenhydrate u. s. w. einzutreten und den grössten Theil des Sauerstoffs sogar im unverbundenen Zustande frei zu geben.

§. 60. Das allgemeine Gesetz der Erhaltung der Kraft.

In jeder chemischen Verbindung halten die einzelnen Elemente mit einer gewissen Kraft zusammen. Diese Kraft äussert sich in dem Widerstreben, das sich einer Trennung der Verbindung entgegensetzt. Die verbundenen Elemente haben nur eine geringe Tendenz mit andern Elementen Verbindungen einzugehen. Wenn nun aber eine Trennung der Verbindung durch äussere Einflüsse erfolgt, so wird dadurch die den einzelnen Elementen innenwohnende Tendenz zur chemischen Verbindung vergrössert. Der Sauerstoff der Kohlensäure besitzt z. B. sehr wenig Neigung sich mit einem oxydabeln Körper zu verbinden, der freie Sauerstoff thut dies sehr leicht; der Wassertoff des Ammoniak verbrennt schwer, der freie Wasserstoff sehr leicht in zugeführtem Sauerstoff. Wir können es daher als ein allgemeines Gesetz aussprechen, dass die Tendenz der Elemente chemische Verbindungen einzugehn grösser ist, wenn die Elemente im unverbundenen Zustande sich befinden. Die Elemente der Verbindungen besitzen natürlich eine um so grössere Tendenz andere Verbindungen einzugehn, je loser diejenige Verbindung ist, in der sie sich bereits befinden, daher z. B. das mit dem Wasserstoff sehr lose verbundene zweite Sauerstoffatom des Wasserstoffsuperoxyds im Vergleich viel leichter abgegeben wird, um andere Verbindungen einzugehn, als das erste Sauerstoffatom.

Man bezeichnet solche Kräfte, die nur als Tendenz zur Bewegung vorhanden sind, als Spannkräfte oder potentielle Kräfte, solche Kräfte hingegen, die wirklich in einer Bewegung sich äussern, als lebendige oder actuelle Kräfte.

Die Tendenz zur Verbindung, die ein chemisches Element besitzt, ist sonach eine Spannkraft und zwar eine Spannkraft von wechselnder Grösse, je nachdem das Element im freien oder gebundenen Zustand, in loserer oder stabilerer Verbindung vorhanden ist. Ein Element, das aus einer Verbindung ausgeschieden wurde, hat an Tendenz sich zu verbinden, also an chemischer Spannkraft zugenommen, während ein Element, das aus dem freien Zustand in eine Verbindung eingetreten ist, hiedurch an Tendenz sich zu verbinden, also an chemischer Spannkraft abgenommen hat. Bei jeder chemischen Trennung muss Spannkraft entstehen, bei jeder chemischen Verbindung Spannkraft verschwinden. Beim Uebertritt von Elementen aus einer festern in eine losere Verbindung muss gleichfalls Spannkraft erzeugt werden, beim Uebertritt aus einer loseren in eine festere Verbindung muss Spannkraft zu Grunde gehen.

Die Trennung oder die Vereinigung der Elemente, welche bei dem Zerfall oder beim Entstehen chemischer Verbindungen eintreten, sind Bewegungen der Elemente. Bei jeder Zersetzung und bei jeder Verbindung müssen also Bewegungskräfte, d. h. lebendige oder actuelle Kräfte, wirksam sein. Wenn sich Elemente verbinden, so geschieht dies offenbar dadurch, dass ein Theil jener Kraft, die zuvor bloss als Tendenz zur chemischen Verbindung vorhanden war, in wirkliche Bewegungskraft umschlägt, welche die Elemente zu einander führt, d. h.: bei jedem chemischen Verbindungsact geht ein Theil der Spannkräfte, die in den unverbundenen Elementen vorhanden waren, in lebendige Kräfte über. Dieser in lebendige Kraft übergehende Theil der Spannkraft ist derselbe, der beim Entstehen der Verbindung verschwindet, denn das Verbindungsbestreben muss nach dem Eingehen einer Verbindung genau um so viel geringer geworden sein, als es beim Eingehen der Verbindung durch das Zusammentreten der sich anziehenden Elemente befriedigt wurde. Umgekehrt verhält es sich, wenn eine Verbindung zersetzt wird, wenn ihre Elemente aus einander treten. Um die Elemente auseinanderzureissen, wird lebendige Kraft verbraucht, und zwar diesmal offenbar genau so viel, als die getrennten Elemente an Spannkraft zunehmen, denn das Verbindungsbestreben der Elemente muss eben um so viel grösser geworden sein, als auf die Trennung der bestandenen Verbindung an Kraft verwandt worden ist. Die bewegende Kraft aber, die zur Trennung der Elemente von einander erforderlich ist, muss denselben von aussen zugeführt werden, denn in den Elementen selbst ist bloss ein Verbindungsbestreben, zur Trennung können sie nur durch aussenstehende Kräfte gezwungen werden. Hieraus folgt, dass bei

jeder chemischen Verbindung lebendige Kraft frei wird, und dass bei jeder chemischen Zersetzung lebendige Kraft gebunden wird, und zwar beträgt im ersten Fall die Summe der frei werdenden lebendigen Kraft ebensoviel, als Spannkraft bei der Verbindung verloren geht, im zweiten Fall die Summe der verschwindenden lebendigen Kraft genau so viel, als Spannkraft gewonnen wird.

Bei allen chemischen Verbindungen und Zersetzungen ist daher weder die Summe der lebendigen Kräfte noch die Summe der Spannkräfte constant; dagegen kann die Summe der lebendigen und Spannkräfte zusammengenommen niemals eine Aenderung erfahren. Was an lebendiger Kraft verloren wird, kommt als Spannkraft zum Vorschein, und was an Spannkraft verloren wird, kommt als lebendige Kraft zum Vorschein. Aehnlich lässt es bei allen Naturprocessen sich nachweisen, dass jeder Kräftewechsel nur in einem Uebergang von Spannkraft in lebendige Kraft und umgekehrt oder auch in einem Uebergang der einzelnen Formen lebendiger Kraft in einander besteht. Das Gesetz, dass Spannkraft und lebendige Kraft zusammengenommen immer constant bleiben, bezeichnet man als Gesetz der Erhaltung der Kraft.

Die Formen lebendiger Kraft, die wir kennen, sind: Massenbewegung, Licht und Wärme, Elektricität. Sämmtliche Formen lebendiger Kräfte haben die Neigung in eine einzige, in Wärme, überzugehen. Indem die Massenbewegung der Körper durch Reibung, Luftwiderstand verschwindet, hat sie sich in Wärme umgewandelt, indem der elektrische Strom auf seinem Weg Widerstand findet, geht er gleichfalls in Wärme über. So ist denn auch die Form der Bewegung, welche als lebendige Kraft bei der chemischen Verbindung zum Vorschein kommt, vorwiegend Wärme, zuweilen mit Lichterscheinung verbunden, und ebenso besteht die lebendige Kraft, die bei der chemischen Zersetzung verschwindet, vorwiegend in Wärme und Licht.

Man kann sich den Unterschied von Spannkraft und lebendiger Kraft am besten an Gewichtskräften verdeutlichen. Ein Gewicht, das an einer Schnur aufgehängt ist, repräsentirt eine gewisse Spannkraft, ein Streben zu fallen, welches durch den Zug an der Schnur gemessen wird. Schneidet man die Schnur durch, so fällt das Gewicht, die Spannkraft geht in lebendige Kraft über, die sich durch die mechanische Wirkung, welche das Gewicht auf den Boden ausübt, messen lässt. Alle Spannkraft, die das Gewicht zuvor besass, hat es nun in Form von lebendiger Kraft ausgegeben. Hebt man das Gewicht wieder in die Höhe und hängt es von neuem an der Schnur auf, so hat man ihm seine frühere Spannkraft wieder gegeben. Um es aber in die Höhe zu heben, hat man eine Menge lebendiger Kraft (durch eigene Muskelanstrengung) verbraucht, die genau ebenso gross ist als die lebendige Kraft, die das Gewicht bei seinem Fall äusserte. Man hat also die frühere Spannkraft nur durch eine ihr gleiche Menge lebendiger

Kraft wieder hergestellt. Beim Fall des Gewichts ist Spannkraft in lebendige Kraft, beim Aufheben des Gewichts lebendige Kraft in Spannkraft übergegangen.

Eine wichtige Ergänzung zu dem Princip der Erhaltung der Kraft bildet die Thatsache des Uebergangs der verschiedenen Formen lebendiger Kräfte in einander. Es ist bekannt, dass Wärme in mechanische Bewegung und umgekehrt mechanische Bewegung in Wärme umgewandelt werden kann. Elektricität kann durch mechanische Kraft (Reibung) und durch Wärme erzeugt werden, während ebenso aus Elektricität mechanische Kraft und Wärme entstehen kann. Es zeigt sich nun, dass diese Verwandlung der Kräfte in einander in bestimmten Aequivalenten, d. h. in constanten Zahlenverhältnissen geschieht, so dass z. B. eine bestimmte Wärmequantität eine ganz bestimmte Quantität mechanischer Bewegung liefert, und dass jene selbe Quantität Wärme wieder erhalten wird, wenn man die mechanische Bewegung in sie zurückverwandelt. Es ist dies Gesetz speciell zwischen Wärme und Bewegung genauer nachgewiesen, und man bezeichnet es hier als Gesetz der Aequivalenz zwischen Wärme und Arbeit. Die Wärme, welche 1 Pfund Wasser um 1° C. erwärmt, übt dieselbe mechanische Kraft aus wie ein Gewicht von 1350 Pfunden, das 1 Fuss hoch herabfällt. Mit einer Arbeit von 1350 Fusspfunden kann man also 1 Pfund Wasser um 1° erwärmen, und mit einer Wärmemenge, die 1 Pfund Wasser um 1° erwärmen würde, kann man eine mechanische Arbeit von 1350 Fusspfunden leisten. Man bezeichnet diejenige Wärmemenge, die 1 Pfund Wasser um 1° C. erwärmt, als eine Wärmeeinheit und diejenige Arbeitsmenge, die 1 Pfund um 1 Fuss bewegt, als eine Arbeitseinheit. Man kann daher das Gesetz so ausdrücken, dass man sagt: eine Wärmeeinheit entspricht 1350 Arbeitseinheiten. Es verschwindet immer gerade ebenso viel Wärme, als mechanische Arbeit zum Vorschein kommt, oder ebenso viel mechanische Arbeit, als Wärme zum Vorschein kommt. Auch die Reibung ist nur ein solches durch den Uebergang in Wärme bedingtes Verschwinden mechanischer Arbeit.

Das Gesetz von der Erhaltung der Kraft ist zuerst von J. R. Mayer klar formulirt werden. Von Helmholtz wurde es genauer physikalisch begründet und auch alsbald auf die Lebensprocesse der Pflanzen und Thiere angewandt Von den englischen Physikern Joule und Thomson rühren namentlich die experimentellen Bewährungen dieses wichtigen Gesetzes her *).

§. 61. Anwendung des Gesetzes der Erhaltung der Kraft auf die Organismen.

Indem in der Pflanze unter dem Einfluss von Wärme und Licht der Kohlenstoff, Stickstoff, Wasserstoff und Sauerstoff aus den stabilen Verbindungen der Kohlensäure, des Wassers und Ammoniaks austreten, um sich zu den weit loseren organischen Verbindungen der Pflanze zusammenzufügen und gleichzeitig freien Sauerstoff abzugeben, muss nach dem Gesetz der Erhaltung der Kraft die Spannkraft der Elemente,

*) Mayer, Liebigs Annalen 1842. Helmholtz, über die Erhaltuug der Kraft, Berlin 1847, über die Wechselwirkung der Naturkräfte, ein populärwissenschaftlicher Vortrag, Königsberg 1854.

welche die Pflanze ernähren, beträchtlich zunehmen, und es muss von aussen entnommene lebendige Kraft in diese Spannkraft verwandelt werden. Die lebendige Kraft aber, die in der That während der Pflanzenernährung verschwindet, ist die lebendige Kraft der Sonnenwärme und des Sonnenlichts. Die Pflanze kann nur unter dem Einfluss von Wärme und Licht sich ernähren, weil Wärme und Licht ihr eine disponible lebendige Kraft bieten, durch welche die Zunahme an Spannkraft, die bei der Zersetzung ihrer primären Nahrungsstoffe eintreten muss, gedeckt wird, und durch welche daher auch diese Zersetzung selber erst möglich wird. Bei der Ernährung der Pflanze geht daher direct lebendige Kraft der Sonnenwärme und des Sonnenlichts in die chemische Spannkraft der Bestandtheile der Pflanze über. Die Pflanze ist also ein Organismus, der in grossartigem Massstabe lebendige Kraft in Spannkraft verwandelt. Das Thier consumirt die von der Pflanze erzeugten Stoffe und nimmt damit eine Menge von Spannkräften in sich auf: jene Stoffe aber zersetzen sich im Thierleibe unter steter Oxydation durch Sauerstoffaufnahme. Bei dieser Oxydation werden die in den assimilirten Stoffen ruhenden Verwandtschaftskräfte lebendig. Die auftretende lebendige Kraft aber äussert sich theils in frei werdender Wärme, theils in der von einem besondern Gewebe, dem Muskelgewebe, ausgehenden mechanischen Bewegung. Das Thier ist daher ein Organismus, der hauptsächlich chemische Spannkraft in lebendige Kräfte überführt. Aehnlich wie Pflanze und Thier in Bezug auf den Wechsel der Stoffe einander ergänzen, so ergänzen sie sich auch in Bezug auf den Wechsel der Kräfte. Aber in letzterer Beziehung ist die Ergänzung nur eine einseitige, nicht wie bei dem Stoffwechsel eine gegenseitige. Die Pflanze liefert dem Thier die nothwendige Spannkraft, die von diesem in lebendige Kraft übergeführt wird. Aber die von dem Thier verausgabte lebendige Kraft tritt nicht in derjenigen Form auf, in der sie von der Pflanze wieder in Spannkraft zurückverwandelt werden kann. Die Pflanze bedarf stets neuer lebendiger Wärme- und Lichtkraft, die sie aus den Sonnenstrahlen beziehen muss. Der ganze Kraftvorrath der organischen Welt stammt also von der lebendigen Kraft der Sonnenwärme und des Sonnenlichtes her. Die Pflanze bezieht diese Kraft direct aus den Sonnenstrahlen und verwendet sie zu ihrer Ernährung und zu ihrem Wachsthum, das Thier bezieht sie erst durch Vermittlung der Pflanzen, welche die lebendige Kraft der Sonnenstrahlen als chemische Spannkräfte in sich gesammelt haben.

Wenn wir die Pflanze einen Organismus nennen, der lebendige Kräfte in Spannkräfte umsetzt, das Thier dagegen einen Organismus, der Spannkräfte in lebendige Kräfte überführt, so ist wohl im Auge zu behalten, dass diese Bezeichnungen in ähnlicher Weise nur das Wesentliche des pflanzlichen und thierischen Lebens herausgreifen, wie wir dies in Bezug auf die analogen Verhältnisse des Stoffwechsels schon hervorgehoben haben, wo auch die Pflanze im Ganzen ein

Reductionsorganismus genannt werden kann, obgleich manche Oxydationsprocesse in ihr vorkommen, das Thier ein Oxydationsorganismus, obgleich in ihm Reductionsprocesse nicht fehlen. So kommt entschieden namentlich in der Pflanze neben dem Uebergang von lebendiger Kraft in Spannkraft auch ein Entstehen von lebendiger Kraft aus schon gebildeter Spannkraft vor. Es äussert sich diese lebendige Kraft theils in mechanischen Bewegungen, nämlich in den in §. 42 erörterten Protoplasmabewegungen, theils in einer Wärmeentwicklung. Zusammengehäufte keimende Samen erzeugen einen sehr bedeutenden Wärmegrad. Aber auch in der einzelnen Pflanze lässt sich durch feinere thermometrische Hülfsmittel eine Wärmeentwicklung nachweisen *). Ohne Zweifel findet diese Wärmeentwicklung hauptsächlich in der von allen nicht grünen Theilen fortwährend, von den grünen Theilen im Dunkeln geschehenden Sauerstoffaufnahme, durch welche in der Pflanze Oxydationsprocesse eingeleitet werden, ihre Erklärung.

Die Formen lebendiger Kräfte, die im Thierkörper frei werden, sind Wärme und mechanische Arbeit der Muskeln. Nach der Analogie mit allen jenen Maschinen, in welchen durch chemischen Verbrauch Wärme und Bewegungskraft erzeugt wird, ist zu schliessen, dass es die in Folge der respiratorischen Sauerstoffaufnahme geschehende Oxydation der assimilirten Stoffe ist, aus welcher die Wärme und die bewegende Kraft entstehen, dass also im Thierkörper, ähnlich wie in der Dampfmaschine, Wärme und Bewegung durch Verbrennung erzeugt werden. Nach dem Gesetz von der Erhaltung der Kraft aber muss bei gleich bleibender Zufuhr verbrennlicher Stoffe die frei werdende Wärme einen ihr äquivalenten Verlust an mechanischer Arbeit oder die mechanische Arbeit einen äquivalenten Verlust an Wärme bedingen: denn das Quantum von Spannkraft, welches in die lebendige Kraft der Wärme übergeht, kann nicht gleichzeitig in die lebendige Kraft mechanischer Bewegung umgewandelt werden und umgekehrt.

Die Kraftausgabe des Thierkörpers in der Form von Wärme und von mechanischer Arbeit überwiegen so sehr, dass man für physiologische Zwecke die andern Formen der Kraftausgabe um so mehr vernachlässigen kann, weil ohne Zweifel, nach der schon angeführten Tendenz aller lebendigen Kräfte in Wärme überzugehen, auch diese lebendigen Kräfte schliesslich in Wärme, zum Theil auch in mechanische Bewegung umgesetzt werden. Dennoch existiren solche Quellen des Kraftverlustes und können unter Umständen sogar sehr bedeutend werden. Vor Allem kommen unter denselben gewisse physiologische Processe innerhalb des Nervensystems in Betracht, als deren psychologische Wirkungen wir die Empfindung und die psychische Thätigkeit überhaupt beobachten. Zuweilen kommt zwar ein Theil dieser psychischen Thätigkeit selbst wieder als Muskelbewegung, also als mechanische Arbeit, zum Vorschein (Reflexbewegungen, instinctive und willkürliche Handlungen). Aber es giebt eine Menge psychischer Thätigkeiten, die ohne solche Bewegungsäusserungen verlaufen. Soweit die Beobachtung lehrt, ist jedoch auch diese innere psychische Thätigkeit

*) Dutrochet, annales des sciences naturelles, II, 1839.

stets von Molecularbewegungen in bestimmten Theilen des Nervensystems begleitet, und es ist nachgewiesen, dass bei diesen inneren Functionen der Organe des Nervensystems chemische Spannkräfte, ohne Zweifel durch vermehrte Umwandlung in lebendige Kräfte, in erhöhtem Masse verbraucht werden. Wir müssen daher auch die Empfindung und psychische Thätigkeit als lebendige Kräfte betrachten, die auf Kosten der von der Pflanze herstammenden Spannkräfte erzeugt werden.

Dass die psychische Thätigkeit mit einem Verbrauch chemischer Spannkräfte verbunden ist, folgt daraus, dass sie ebenso wie die Muskelarbeit eine erhöhte Stoffconsumtion erfordert. Die Betrachtung der psychischen Thätigkeit als einer Aeusserung lebendiger Kräfte ist aber um so mehr gestattet, da man es als bewiesen betrachten darf, dass die psychische Thätigkeit von den im Nervensystem geschehenden Molekularvorgängen gar nicht getrennt werden kann. Wenn man darauf hin es schon unternommen hat, die Aequivalenz zwischen psychischer Thätigkeit und mechanischer Arbeit ähnlich zu bestimmen wie etwa die Aequivalenz zwischen Arbeit und Wärme, so ist das freilich ein verfrühter und verfehlter Versuch *).

Eine mit der vorigen direct zusammenhängende Verbrauchsquelle lebendiger Kräfte sind die in verschiedenen Geweben auftretenden elektrischen Erscheinungen. Sie sind bei den meisten Thieren beschränkt auf das Nerven- und Muskelgewebe und stehen hier in Beziehung einerseits mit den mechanischen Leistungen, anderseits mit den psychischen Functionen. Diese Beziehung ist wahrscheinlich ganz analog derjenigen des elektrischen Stroms in der galvanischen Kette zu seinen mechanischen Wirkungen. Ein besonderer Verbrauch elektrischer Kräfte in ziemlich bedeutender Menge findet dagegen in den elektrischen Organen der elektrischen Fische statt. Die von diesen Organen ausgehenden elektrischen Wirkungen werden nicht bereits in den Organen selbst in andere Formen lebendiger Kräfte umgewandelt, sondern sie gehen, ähnlich wie der Schlag der Elektrisirmaschine, erst nachdem sie nach aussen gelangt sind, theils in mechanischen Effect, theils in Wärme über.

Endlich bleibt noch zu erwähnen, dass bei allen Thieren die inneren Vorgänge des Stoffwechsels selbst einen Aufwand an lebendiger Kraft bedingen, die theils in der Bewegung der Stoffe verloren geht, theils in der Arbeit besonderer muskulöser Organe, deren Leistungen ausschliesslich für Zwecke der Ernährung verwendet werden, wie des Herzens, des Darmkanals.

§. 62. **Die Wärmebildung im Thierkörper.**

Da in Wärmeentwicklung und Muskelbewegung der Haupt verbrauch der lebendigen Kräfte des Thierleibes besteht, so sind es auch diese beiden Functionen hauptsächlich, welche die Aufnahme von Stoffen, d. h. die Zuführung neuer Spannkräfte zur Ueberführung in leben-

*) Haughton, in the Dublin quarterly journal of med. science, 1860. Ueber die Anwendung des Princips der Erhaltung der Kraft auf die psychischen Functionen im Allgemeinen, sowie über die wahrscheinliche Identität der psychischen Functionen mit den Molecularvorgängen im Nervensystem, vergl. meine Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele, Bd. 1.

dige Kräfte, bestimmen. Im Allgemeinen ergiebt sich dies aus der allgemein bekannten und durch den Versuch genauer festgestellter Thatsache, dass jede Vermehrung der Wärmeausstrahlung ebenso wie jede Erhöhung der Muskelarbeit einen gesteigerten Verbrauch ernährender Stoffe verlangt. Soll jedoch der Beweis geliefert werden, dass die von dem Thier entwickelte Wärme und geleistete Arbeit ausschliesslich die in lebendige Kräfte übergeführten chemischen Spannkräfte der bei der Ernährung verbrauchten Stoffe sind, so ist dieser Beweis nur zu führen, indem man direct zeigt, dass nicht mehr und nicht weniger lebendige Kraft von Wärme und Arbeit entsteht, als vor dem Verbrauch an Spannkraft vorhanden war.

Da die Wärmeentwicklung stetig, die Muskelarbeit aber veränderlich ist, so kann die letztere leicht gänzlich eliminirt werden, und man hat dann die Aufgabe, zu ermitteln, ob die von dem ruhenden Thierkörper entwickelte Wärme genau entspricht der Verbrennungswärme, welche die gleichzeitig verbrauchten Stoffe entwickeln können. Unter den Elementen, welche die Bestandtheile des Thierleibes zusammensetzen, ist es nun ausschliesslich der Kohlenstoff und der Wasserstoff, deren Verbrennung zu Kohlensäure und Wasser berücksichtigt zu werden braucht. Der zu Schwefelsäure verbrennende Schwefel der Albuminate ist zu klein, um für die bisherigen Messungsmethoden in Betracht zu kommen. Der Stickstoff aber geht überhaupt keine Verbindung ein, sondern er bleibt nur an einen Theil des Wasserstoffs, mit dem er schon vorher in complicirteren Verbindungen vereinigt war, gebunden zurück; man kann also voraussetzen, dass auch die Veränderungen im Zustand des Stickstoffs keinen Einfluss auf die entwickelte Wärme haben. Die Aufgabe vereinfacht sich daher dahin: zu bestimmen, ob die durch die Oxydation des Kohlenstoffs und Wasserstoffs der assimilirten Stoffe im ruhenden Thierkörper entstehende Verbrennungswärme genau entspricht der in demselben gleichzeitig stattfindenden Wärmeerzeugung. Versuche, die zur Entscheidung dieser Frage angestellt wurden, haben ergeben, dass der erwachsene Mensch täglich ungefähr 27 Millionen Wärmeeinheiten mittelst der aufgenommenen Nahrungsstoffe erzeugen kann, und die direct beobachtete Wärmeentwicklung stimmt damit so weit überein, als nach den bisherigen Methoden zu erwarten ist. Ein entscheidendes Resultat konnte jedoch bis jetzt vorzüglich desshalb nicht erreicht werden, weil die Verbrennungswärme, welche der Kohlenstoff und der Wasserstoff in den Verbindungen besitzen, in welchen sie im Thierkörper vorkommen, noch nicht genügend bekannt ist.

Die naheliegendste Methode zur Bestimmung der Wärmemenge, die ein Thier in einer gegeben Zeit erzeugt, ist die directe Messung derselben mittelst des Calorimeters, welche von Dulong und Despretz angewandt wurde. Die indirecte Methode besteht in der Berechnung der Verbrennungswärme, welche bei der Erzeugung der Ausathmungsproducte Kohlensäure und Wasser aus Koh-

lenstoff und Wasserstoff entwickelt werden muss. Sie ist gleichfalls von Dulong und Despretz bei verschiedenen Thieren angewandt und von Helmholtz auf den Menschen übertragen worden. Nach dem Letzteren beträgt die von einem erwachsenen Menschen in einem Tag erzeugte Wärme 27000000 Wärmeeinheiten. (Ueber den Begriff der Wärmeeinheit s. §. 60, Anm.) eine andere gleichfalls indirecte Methode haben Boussingault und Barral eingeschlagen. Sie bestimmten den Kohlenstoff- und Wasserstoffgehalt der aufgenommenen Nahrungsmittel und den Kohlenstoff- und Wasserstoffgehalt der Excrete; für das Deficit, das sich ergab, berechneten sie die Verbrennungswärme beim Uebergang in Kohlensäure und Wasser. Barral fand auf diese Weise für den Menschen 27060761, eine Zahl, die mit der obigen sehr nahe übereinstimmt.

Dulong und Despretz haben gefunden, dass die aus den Respirationsproducten berechnete Verbrennungswärme um 20—30 proc. kleiner ist als die direct mittelst des Calorimeters ermittelte Wärmeentwicklung. Die Ursache hievon liegt aber darin, dass die bei jener Berechnung gemachte Annahme, der Kohlenstoff und Wasserstoff entwickelten bei ihrer Verbrennung zu Kohlensäure und Wasser unter allen Umständen die gleiche Verbrennungswärme, falsch ist. Die Beobachtungen von Favre und Silbermann zeigen vielmehr, dass die Verbrennungswärme des Kohlenstoffs und Wasserstoffs in Verbirdungen sehr häufig grösser ist, als wenn diese Stoffe im freien Zustand verbrennen. Es lässt sich dies daraus erklären, dass die Atome der complicirten Verbindungen durchweg nicht so innig an einander gebunden sind als die Atome der primären Verbrennungsproducte, die sie liefern. Wenn z. B. ein sauerstoffhaltiger Körper verbrennt, so verbindet sich sein Kohlenstoff und Wasserstoff nicht bloss mit dem von aussen aufgenommenen Sauerstoff, sondern auch mit dem Sauerstoff, den der Körper selbst schon enthält. Der letztere ist zwar schon mit dem Kohlenstoff oder Wasserstoff verbunden, aber bei weitem nicht so innig als in den Verbrennungsproducten Kohlensäure und Wasser; es entsteht daher bei dem Uebertreten aus jener loseren in diese innigere Verbindung ebenfalls Verbrennungswärme, obgleich natürlich nicht soviel, als wenn unverbundener Kohlenstoff oder Wasserstoff sich mit Sauerstoff verbindet. So z. B. müsste der Traubenzucker (C_{12} H_{14} O_{14}), wenn die Verbrennungswärme einfach durch die Menge des aufgenommenen Sauerstoffs bestimmbar wäre, bloss so viel Wärme liefern, als dem Uebergang seiner 12 Kohlenstoffatome in Kohlensäure entspricht. Dies ist aber nicht der Fall, sondern der Traubenzucker liefert dafür die doppelte Verbrennungswärme, was sich nur daraus erklären lässt, dass die Atome H_{14} O_{14} im Traubenzucker nicht selbst schon Wasser sind, sondern dass sie, während der Kohlenstoff mit aufgenommenem Sauerstoff verbrennt, erst zu Wasser werden, indem die Atome inniger an einander gebunden werden. Sobald letzteres geschieht, wird die Spannkraft vermindert und daher eine entsprechende Menge lebendiger Kraft frei gemacht. (Vergl §. 60.) Aehnlich verhalten sich nun aber alle die complicirten Verbindungen, welche den Thierkörper zusammensetzen, gegenüber den einfacheren Verbindungen, in die sie bei der Verbrennung zerfallen. So sind z. B. die Atome im Harnstoff viel fester an einander gebunden als im Eiweiss, wenn daher nur die Atome des Harnstoffs aus dem Eiweiss austreten, so muss schon Spannkraft verschwinden und demzufolge Wärme frei werden.

Nicht alle Wärme, welche der Thierkörper erzeugt, wird als freie Wärme nach aussen abgegebeu. Ein Theil der erzeugten Wärme wird

zur Erwärmung der aufgenommenen Nahrung, sowie der aufgenommenen Respirationsluft, ein anderer Theil zur Wasserverdunstung in den Lungen verwandt. Man kann schätzungsweise angeben, dass beim Menschen der so im Körper selbst wieder verloren gehende Theil der erzeugten Wärme gegen 22,5 proc. der Gesammtmenge derselben beträgt, so dass noch über 77,5 proc. für die Ausstrahlung und für den Verlust durch Verdunstung an der Hautoberfläche übrig bleiben.

Diejenige Wärme, die von einem Theil des Körpers ausgestrahlt wird, bezeichnet man als dessen Eigenwärme. Um die Wärme verschiedener Thiere zu vergleichen, benützt man theils die Eigenwärme der äusseren Haut, als die am leichtesten messbare, theils die Eigenwärme des Blutes, als die von äusseren Einflüssen am wenigsten bestimmbare. Sämmtliche Thiere zerfallen nach ihrem Verhalten den äusseren wärmeableitenden Bedingungen gegenüber in die zwei grossen Classen der warmblütigen und der kaltblütigen Thiere. Bei sämmtlichen Warmblütern wird die Wärmeerzeugung wesentlich bestimmt durch die Wärmeableitung. Sobald sich bei ihnen der Wärmeverlust vergrössert (durch kältere äussere Temperatur, verminderten Schutz u. s. f.), so steigert sich auch die Wärmeerzeugung durch vermehrten Stoffverbrauch, und zwar in dem Masse, dass die Eigenwärme der inneren Theile, insbesondere des Blutes, stets constant bleibt. Aus diesem Grunde nennt man die Warmblüter auch gleichwarme (homöotherme) Thiere. Bei sämmtlichen Kaltblütern wird die Wärmeerzeugung durch die Bedingungen der Wärmeableitung nicht wesentlich bestimmt. Zugleich ist bei diesen Thieren die Wärmeerzeugung so gering, dass nie erheblich mehr Wärme producirt, als durch Verdunstung verausgabt wird. Die Temperatur dieser Thiere übersteigt daher immer nur sehr wenig die Temperatur ihrer Umgebung; sie kann sogar dieser gleichkommen oder unter sie sinken, wenn dieselbe ziemlich hoch ist und eine beträchtliche Verdunstungskälte an der Oberfläche des Körpers erzeugt. Da demnach die Eigenwärme dieser Thiere wechselt mit der äusseren Temperatur, so nennt man dieselben auch wechselwarme (pökilotherme) Thiere. Der Unterschied zwischen warm- und kaltblütig zeigt sich zugleich insofern bedeutungsvoll, als bei den warmblütigen oder gleichwarmen Thiere schon sehr kleine Veränderungen in der Wärme ihrer inneren Theile den Tod des Organismus zur Folge haben. Zu den Warmblütern werden die Säugethiere und Vögel, zu den Kaltblütern die Reptilien, Fische und alle Wirbellose gerechnet. Doch trifft diese Eintheilung nicht überall zu, und eine scharfe Grenze zwischen beiden Reihen von Organismen existirt überhaupt nicht.

Unter den warmblütigen Thieren haben die Vögel die höchste Eigenwärme (39,4—43,9° C.), eine etwas niedrigere die Säugethiere (sie schwankt zwischen 35,5 une 40,5° C.). Unter den letzteren giebt es mehrere, deren Temperatur im Winter beträchtlich sinkt, so dass sie gleichfalls nur wenig die Tempe-

ratur ihrer Umgebung übertrifft. Diese Thiere verhalten sich also in der kalten Jahreszeit gleich den Kaltblütern. Es gehören hierher die Fledermaus, der Igel, das Murmelthier, der Hamster und einige andere. Bei den Fischen und Amphibien schwankt die Temperatur zwischen einem Ueberschuss von 0,5 und 3° C. über die Temperatur der Umgebung, bei den Arthropoden beträgt dieser Ueberschuss 0,1 bis 5,8° C. Für die niederen Wirbellosen ist nach Valentin folgendes im Mittel der Ueberschuss über die umgebende Temperatur in Graden der hunderttheiligen Salca:

Cephalopoden:	0,57
Uebrige Mollusken:	0,46
Echinodermen:	0,40
Medusen:	0,27
Polypen:	0,21

Die kaltblütigen Thiere verfallen bei beträchtlicher Erniedrigung der Temperatur in Winterschlaf. Auch die oben genannten Säugethiere, deren Eigenwärme im Winter bedeutend sinkt, besitzen den Winterschlaf. Nach den Beobachtungen Valentins an winterschlafenden Murmelthieren ist das Sinken der Eigenwärme um so beträchtlicher, je tiefer der Schlaf der Thiere ist, so dass, während im Anfang des Winterschlafs der Unterschied der Eigenwärme von der äussern Temperatur noch gegen 30° C. beträgt, derselbe später bis auf 1,6° sinken kann. Diese Erniedrigung der Temperatur rührt nachweislich her von dem verminderten Verbrennungsprocess innerhalb des Thierkörpess. Sowohl die Einathmung von Sauerstoff als die Ausathmung von Kohlensäure nimmt während des Winterschlafs bedeutend ab, und zwar nimmt die Kohlensäureaushauchung noch beträchtlicher ab, als die Sauerstoffaufnahme. Die erstere wird beim Murmelthier ungefähr um das 75 fache, die letztere nur um das 41 fache des im wachen Zustand stattfindenden Gaswechsels verringert *).

Ueber die Temperatur verschiedener Theile des menschlichen Körpers, namentlich des Blutes, vergl. die specielle Physiologie.

§. 63. Die Muskelarbeit des Thierkörpers.

Sobald der Thierkörper eine Muskelarbeit verrichtet, wird die chemische Spannkraft der aufgenommenen Nahrungsstoffe nicht mehr bloss in lebendige Kraft der Wärme, sondern zugleich in lebendige Kraft der Muskelbewegung übergeführt. Wärme und Muskelarbeit aber stammen aus der nämlichen Quelle: aus dem Uebergang der in loseren Verbindungen befindlichen Bestandtheile des Thierkörpers in die festeren Verbindungen seiner Excrete unter Hinzutritt des bei der Athmung aufgenommenen Sauerstoffs. Die Hauptquelle für die Muskelarbeit wie für die Wärme ist daher die Verbrennung des Kohlenstoffs und Wasserstoffs der organischen Verbindungen des Thierleibes zu Kohlensäure und Was-

*) Gavarret, la chaleur animale. Paris 1855. Helmoltz, Art. thier Wärme, in Berliner med. Encyklopädie. Favre und Silbermann, annales de chimie et de physique, 3. sér. t. XXXV et XXXVI. Valentin, in Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen, Bd. 1, 2 und 4.

ser. Der empirische Beweis für diese Thatsache liegt darin, dass jede Zunahme der Muskelarbeit eine Zunahme der Sauerstoffaufnahme und der Kohlensäureabgabe bei der Athmung bedingt, während die Menge des ausgeschiedenen Stickstoffs, insbesondere also die Menge des mit dem Harn ausgeschiedenen Harnstoffs, durch welchen hauptsächlich die Stickstoffausscheidung geschieht, nicht erheblich zunimmt.

Unter den drei Gruppen der dem Thierkörper als Nahrung dienenden Stoffe, den Fetten, Kohlenhydraten und Albuminaten, sind es daher vorzugsweise die beiden ersteren stickstofffreien Nahrungsstoffe, aus welchen der Thierkörper ebensowohl die Quelle seiner Muskelarbeit wie seiner Wärme schöpft. Denn sie sind es, welche hauptsächlich durch Oxydation in die Endproducte Kohlensäure und Wasser zerfallen. Die Albuminate liefern diese Endproducte in weit geringerer Menge und, wie wir früher gesehen haben, wahrscheinlich nur auf mittelbarem Wege, indem sie in einen stickstoffhaltigen Paarling und in Fett oder Kohlenhydrat zerfallen. Man kann es darum als höchst wahrscheinlich aussprechen, dass im Thierkörper alle Wärme und Arbeit aus der Verbrennung der Fette und Kohlenhydrate oder ihrer nächsten Abkömmlinge (der stickstofffreien Säuren) entspringt, sei es, dass diese stickstofffreien Körper, wie es jedenfalls grösstentheils stattfindet, als solche vom Thier aufgenommen wurden, sei es, dass sie, wie es wahrscheinlich zu einem kleinen Theil der Fall ist, aus der Zerspaltung der Albuminate hervorgegangen sind.

Wenn demnach die Bedeutung der Albuminate und der aus ihnen und ihren nächsten Derivaten aufgebauten Gewebe nur in geringem Mass auf einer Erzeugung von Wärme oder Arbeitskraft durch directe Oxydation ihrer Bestandtheile beruht, so sind desshalb doch die Albuminate keineswegs ohne Bedeutung für die Processe der Wärmebildung und der Arbeitserzeugung. Es muss aber diese Bedeutung ohne Zweifel wesentlich in jenen Momenten gesucht werden, durch welche die Albuminate für den Chemismus des Stoffwechsels eine so grosse Wichtigkeit besitzen. Die Albuminate sind Gährungserreger, d. h. sie sind leicht zersetzbare Stoffe, die in stickstofffreien Körpern, mit welchen sie in Berührung sind, leicht gleichfalls eine Zersetzung einleiten. Fette und Kohlenhydrate für sich sind gar nicht oder nur sehr schwierig zu verändern. Mit den leicht zersetzbaren Albuminaten in Berührung, bekommen sie die in einzelnen Fällen auch ausserhalb des Thierkörpers nachweisbare Neigung Sauerstoff aufzunehmen und, nachdem sie eine Reihe fortan sauerstoffreicher werdender Zwischenproducte durchlaufen haben, schliesslich zu Kohlensäure und Wasser zu verbrennen. Die Albuminate sind also als Gährungserreger die Ursache, dass die stickstofffreien Körper durch ihre Verbrennung jene lebendige Kraft entwickeln können, die als Wärme und als mechanische Arbeit der Muskeln zu Tage tritt.

Bevor das Princip der Erhaltung der Kraft genügend bekannt und namentlich

in seinen Folgerungen für den Kräftewechsel zwischen Pflanzen und Thieren durchschaut war, wurden über das Verhältniss der Wärmebildung zur Krafterzeugung im Thierkörper manchfache andere Ansichten aufgestellt, die nun sämmtlich jenem Princip gegenüber nicht mehr Stand halten können. Am meisten Anklang unter diesen Ansichten fand die Hypothese Liebigs, der die stickstofffreien Nahrungsmittel als Respirationsmittel, die stickstoffhaltigen als plastische Nahrungsmittel bezeichnete. Er gieng hierbei von der Ansicht aus, dass die ersteren allein und ausschliesslich die Function hätten, bei ihrer Verbrennung während des Athmungsprocesses die thierische Wärme zu erzeugen, während die letzteren dazu bestimmt seien, zum Wiederersatz der wichtigsten Gewebe, namentlich der Muskeln zu dienen, die Leistungen dieser Gewebe sollten daher auch ausschliesslich an den Verbrauch der stickstoffhaltigen Körperbestandtheile geknüpft sein. Neuerdings haben Bischoff und Voit die Liebig'sche Hypothese experimentell zu erhärten gesucht, aber die Resultate dieser Beobachter liessen sich nur sehr künstlich in einer der Hypothese günstigen Weise deuten, während sie bei ungezwungener Betrachtung vielmehr eine gerade entgegengesetzte Schlussfolgerung ergeben *).

Der experimentelle Beweis dafür, dass es jedenfalls hauptsächlich die stickstofffreien Nahrungsstoffe sind, aus deren Verbrennung auch die Muskelarbeit herstammt, liegt darin, dass 1) die Kohlensäurebildung in den Lungen beträchtlich durch die Muskelarbeit vermehrt wird, und dass 2) die Harnstoff- (d. h. Stickstoff-) Ausscheidung in Folge derselben nur sehr unerheblich zunimmt.

Die Zunnahme des Gaswechsels in den Lungen und die Vermehrung der Kohlensäurebildung in Folge von Muskelarbeit wies Smith nach, indem er mittelst eines tragbaren Apparats die von einem Menschen aufgenommene Luftmenge und exspirirte Kohlensäuremenge bestimmte. Wenn das inspirirte Luftquantum beim Liegen = 1 gesetzt wurde, so betrug dasselbe in der nämlichen Zeit in aufrechter Stellung 1,33, und beim Gehen wurde es je nach der Anstrengung in folgender Weise vermehrt:

1 Meile in der Stunde	: 1,90
2 Meilen „ „ „	: 2,76
4 „ „ „ „	: 4,00
7 „ „ „ „	: 7,00

Die exspirirte Kohlensäuremenge stieg beim Gehen von 2—3 Meilen in der Stunde auf das $1^1/_5$ bis $2^3/_5$ fache der in der Ruhe ausgeathmeten Menge *).

Dass die Harnstoffausscheidung in Folge der Arbeitsleistung sehr unbeträchtlich zunimmt, hat Voit nachgewiesen. Voit liess einen Hund abwechselnd ruhen und an einem Tretrade laufen; die an letzterem geleistete Arbeit konnte auf 150,000 Kilogrammmeter täglich geschätzt werden. In den zwei ersten Versuchsreihen wurde der Hund mit Fleisch ernährt: es ergab sich dabei ohne Arbeit eine Ausscheidung von 109—110 Grm. Harnstoff, mit Arbeit eine Ausscheidung von 114 und 117 Grm. In zwei andern Versuchsreihen musste der Hund hungern: in der ersten schied er aus ohne Arbeit 14,3 Grm., mit Arbeit 16,6 Grm. Harnstoff, in der zweiten

*) Liebig, Thierchemie, 3. Aufl., Braunschweig 1847. Bischoff und Voit, die Gesetze der Ernährung des Fleischfressers. Leipzig 1860. C. Vogt, Moleschott's Untersuchungen, Bd. 7.

*) E. Smith, Proceedings of the royal society, IX.

ohne Arbeit 10,88 Grm., mit Arbeit 12,33 Grm. Harnstoff*). Man sieht aus diesen Versuchszahlen, dass ohne Ausnahme eine kleine Steigerung der Harnstoffausscheidung in Folge der Arbeit eintritt. Diese Steigerung ist aber im Verhältniss zu der eminenten Steigerung der Kohlensäureausscheidung so gering, dass sich daraus nothwendig ergiebt, wie die Verbrennung der Albuminate nur einen sehr kleinen Theil an der durch die Arbeit bedingten Stoffconsumtion haben kann.

Dass bei dem Zerfall der Albuminate in stickstoffhaltige und stickstofffreie Zersetzungsproducte es hauptsächlich wieder die letzteren sind, welche theils Wärme, theils Arbeit liefern, folgt daraus, dass, wie wir früher gefunden haben, diese stickstofffreien Zersetzungsproducte im Allgemeinen eine viel bedeutendere Oxydation erfahren als die stickstoffhaltigen. (Vergl. §. 56, Anm.)

Als ein Wahrscheinlichkeitsgrund für die Ansicht, dass auch die Arbeit wesentlich aus der Verbrennung stickstofffreier Substanzen stammt, denen Albuminate als Verbrennungserreger beigegeben sind, liesse sich noch die chemische Zusammensetzung der Nervensubstanz anführen, die den Mittelpunkt der animalen Functionen bildet, und die vorwiegend aus Fettstoffen innig gemengt mit einer geringeren Menge von Eiweisskörpern besteht.

Näheres über den Zusammenhang zwischen Stoffwechsel und Muskelarbeit s. in der spec. Physiologie der Muskelbewegung.

3. Die Fortpflanzung der Organismen.

§. 64. Zusammenhang der Fortpflanzungsverrichtungen mit dem individuellen Stoffwechsel.

Die Fortpflanzung der Organismen steht mit den Ernährungsverichtungen derselben im innigsten Zusammenhang. Ernährung und Fortpflanzung sind die zwei Grundfunctionen, an welche die Erhaltung der organischen Welt gebunden ist. Durch die Ernährung wird der Fortbestand des Einzelwesens gesichert, durch die Fortpflanzung wird der Fortbestand der Art gesichert. Die Ernährung besteht in einem Wechsel der Stoffe, die das Individuum zusammensetzen, die Fortpflanzung ist ein Wechsel der Individuen, aus denen die Art besteht.

Die Fortpflanzung setzt die Ernährung als Bedingung voraus. Der Keim, der durch die Fortpflanzung geliefert wird, und der sehr häufig noch eine Zeit lang sich auf Kosten des Mutterorganismus entwickelt, wird aus Stoffen gebildet, welche dieser Mutterorganismus auf dem Weg der Ernährung sich angeeignet hat. Die Fortpflanzung bedingt daher einen Stoff- und Kraftverbrauch, welcher durch die Ernährung wieder restituirt werden muss, und durch welchen der Stoff- und Kraftverbrauch des individuellen Haushalts zu Gunsten der Art einen Abzug erleidet. Dieser Abzug ist im Allgemeinen relativ um so grösser, je

---

*) Voit, über den Einfluss des Kochsalzes, des Kaffees und der Muskelbewegungen auf den Stoffwechsel. München 1860.

beträchtlicher die Stoffconsumtion und je kleiner der anderweitige Kraftverbrauch des Organismus ist.

Je mehr Stoff ein Organismus auf dem Weg der Ernährung assimilirt und wieder verausgabt, um so beträchtlicher ist auch die in einer gegebenen Zeit durch die Fortpflanzung producirte Stoffmenge. Folgende Tabelle veranschaulicht dieses Gesetz für die verschiedenen Thierclassen:

Thierclasse.	Mittleres Verhältniss des Körpergewichts zu der jährlich durch die Fortpflanzung producirten Stoffmenge.
Vögel	100 : 104
Säugethiere	100 : 74
Arthropoden	100 : 58
Amphibien	100 : 38
Mollusken	100 : 32
Fische	100 : 23*)

Die Thierclassen folgen in Bezug auf die relative Grösse ihrer Stoffconsumtion ungefähr in der durch die Tabelle angegebenen Reihenfolge auf einander, die Reihenfolge des Stoffverbrauchs bei der Ernährung stimmt also mit der Reihenfolge des Stoffverbrauchs für die Fortpflanzung ungefähr überein. Directere Beweismittel für das nämliche Gesetz sind: 1) die grössere Fruchtbarkeit unserer Hausthiere ihren wilden Stammeltern gegenüber und 2) die statistisch nachgewiesene Thatsache, dass in fruchtbaren Jahren weit mehr Kinder geboren werden als bei einer Hungersnoth.

Die Grösse der Stoffconsumtion ist aber nur der eine Factor, welcher die Menge des bei der Fortpflanzung producirten Stoffs bestimmt. Der zweite wesentliche Factor ist der Kraftverbrauch für den individuellen Haushalt. Je grösser dieser ist, um so weniger wird natürlich für die Fortpflanzung erübrigt. Unter den Quellen anderweitiger Kraftconsumtion, welche die Fortpflanzungsgrösse beeinträchtigen, kommen vorzüglich folgende in Betracht:

1) Das Wachsthum. So lange ein Organismus noch im Wachsthum begriffen ist, ist er meistens zur Fortpflanzung nicht befähigt, obgleich die Stoffconsumtion oft bedeutender ist als im erwachsenen Zustand. Der Grund liegt hier zum Theil allerdings in der noch fehlenden Reife der Fortpflanzungsorgane, zum Theil aber jedenfalls auch in dem durch das Wachsthum geforderten Stoffverbrauch. Beim Menschen schliesst sich sogar in quantitativer Beziehung die Fortpflanzung unmittelbar an das Wachsthum an, denn die jährliche Wachsthumszunahme gegen Ende der Wachsthumsperiode beträgt ungefähr $^1/_{12}$ des Körpergewichts, und das Gewicht des während 9 Monaten entwickelten Neugeborenen beträgt ebenfalls nahehin $^1/_{12}$ vom Körpergewicht des Erwachsenen.

2) Die Wärmebildung. Der bedeutende Verbrauch, welchen die Wärmebildung fordert, bedingt einen merklichen Ausfall für die Fortpflanzung. Obgleich daher die kaltblütigen Thiere wegen ihrer weit geringeren Stoffconsumtion immer noch weniger Fortpflanzungsmaterial produciren als die Warmblüter, so ist doch die Menge des für die Fortpflanzung ersparten Stoffs im Verhältniss zu dem überhaupt assimilirten Stoff bei ihnen viel bedeutender. Die Daten für die genaue

---

*) Leukart, Art. Zeugung, Wagner's Handwörterb. Bd. 4, S. 723.

Nachweisung dieses Gesetzes fehlen uns, aber die Richtigkeit desselben ist schon aus der obigen Tabelle zu ersehen, in der z. B. die mittlere Menge der Fortpflanzungsstoffe beim Fisch ein Viertheil von derjenigen beim Vogel beträgt, während doch die Grösse der Stoffconsumtion bei jenem unzweifelhaft noch um ein viel beträchtlicheres geringer ist. Ein weiterer Beweis für die Bedeutung der Wärmebildung liegt in dem Einfluss des Klimas. Die Thiere der heissen Zone sind bei uns meist unfruchtbar, während unsere Hausthiere unter den Wendekreisen fast doppelt so viele Nachkommen erhalten.

3) Die Muskelarbeit. Mit zunehmender Grösse gestaltet sich das Verhältniss zwischen Bewegungskraft und Masse der Thiere immer ungünstiger. Wenn die Masse der Muskeln zunimmt entsprechend der Gewichtsgrösse der Thiere, so hat damit die relative Bewegungskraft sich verringert, weil die Bewegungskraft nur im Verhältniss des Querschnitts der Muskeln, nicht im Verhältniss des Volumens oder Gewichtes wächst. Hieraus erklärt es sich, dass die Production von Zeugungsmaterial mit der Grösse der Thiere beträchtlich abnimmt. Es verhält sich z. B. die jährliche Production vom Fortpflanzungsmaterial zum Körpergewicht beim Menschen = 7 : 100, beim Schaaf = 18 : 100, beim Meerschweinchen = 200 : 100. Auf den durch die Muskelarbeit geschehenden Verbrauch muss es auch ohne Zweifel bezogen werden, dass die Production von Fortpflanzungsmaterial im Allgemeinen um so kleiner wird, je grössere Schwierigkeiten dem Erwerb der zur Ernährung dienlichen Stoffe sich entgegenstellen. Daher haben z. B. die Eingeweidewürmer, die parasitischen Krebse eine enorme Fortpflanzungsgrösse. Pflanzenfressende Thiere sind meist productiver als fleischfressende, offenbar weil Pflanzenkost sich leichter verschaffen lässt: so liefern z. B. körnerfressende Vögel durchweg mehr Eisubstanz als fleischfressende.

Natürlich bedingt jede andere Abzugsquelle der durch die Ernährung assimilirten Stoffe in ähnlicher Weise eine verhältnissmässig geringere Production. So ist es bemerkenswerth, dass der Mensch im Vergleich mit den meisten andern warmblütigen Thieren im Verhältniss zu seiner Stoffconsumtion eine sehr kleine Productivität besitzt. Sein jährliches Fortpflanzungsmaterial beträgt höchstenfalls $^1/_{3000}$ des jährlich consumirten Materials, während sich dasselbe z. B. bei der Katze und bei der Taube zu $^1/_{1000}$ berechnet*).

Die Fruchtbarkeit der Thierindividuen ist um so grösser, je bedeutender die Stoffmenge ist, welche der Fortpflanzung anheimfällt, und in eine je grössere Zahl einzelner Keime diese Stoffmenge sich spaltet. Das gesammte Fortpflanzungsmaterial aber spaltet sich in eine um so grössere Zahl von Keimen, je geringer die Ausbildung ist, welche der einzelne Keim bei seinem Freiwerden aus dem Mutterorganismus besitzt. Es ist daher vorzüglich die Ausbildung, welche die Keime während ihres Zusammenhangs mit dem Mutterorganismus erfahren, auf welche es neben der Gesammtmenge des für die Fortpflanzung producirten Stoffs bei der Fruchtbarkeit ankommt.

---

*) Diese Berechnung ist auf die Bestimmungen der Quantität elementarer Nahrungsstoffe, welche Barral am Menschen, Bidder und Schmidt an der Katze und Boussingault an der Taube ausgeführt haben, gegründet.

Diese Ausbildung, welche die Keime vor ihrem Freiwerden nöthig haben, oder das Mass der embryonalen Bedürfnisse der Organismen hängt theils von der Eigenthümlichkeit der Organisation, theils von dem Medium, in welchem die Thiere leben, ab. Rücksichtlich des ersteren Momentes bedürfen allgemein die warmblütigen Thiere einer weiteren Ausbildung als die kaltblütigen, da die Erhaltung der Eigenwärme schon eine ziemlich beträchtliche Entwicklung bestimmter Organe, namentlich des Gefäss- und Respirationssystems, und eine gewisse Grösse der Körpermasse voraussetzt. Bei den kaltblütigen Thieren wird daher sehr häufig schon der völlig unentwickelte Keim frei. Die ganze Entwicklung, selbst die Befruchtung fällt ausserhalb des Mutterorganismus. Bei den Vögeln geschieht zwar die Entwicklung gleichfalls ausserhalb des Mutterorganismus, aber der letztere versieht den Keim sogleich mit dem zur Entwicklung nöthigen Stoff und führt ihm während der letzteren die nöthige Wärme zu. Das Medium, in welchem die Thiere leben, ist insofern von Einfluss, als es dem Keim, der noch keine eigene Bewegungsfähigkeit besitzt, mehr oder weniger leicht seine Nahrungsstoffe zuführt. Desshalb werden die Keime der Wasserthiere im Allgemeinen früher selbständig als die Keime der Landthiere.

Zur Veranschaulichung der erörterten Verhältnisse lassen wir einen Auszug aus den von Leukart zusammengestellten Tabellen hier folgen. Es ist in demselben unter der Productivität das Verhältniss des jährlich producirten Fortpflanzungsmaterials zum Körpergewicht des Mutterthiers, unter dem relativen Gewicht des Embryo das Verhältniss des Gewichtes eines reifen Embryo oder reifen Keims zum Körpergewicht des Mutterthiers verstanden. Die Fruchtbarkeit bedeutet die jährliche Zahl reifer Embryone oder Keime.

	Körpergewicht	Jährliche Production	Productivität	Relatives Gewicht des Embryo	Fruchtbarkeit
	in Grammen				
Mensch	55000	4000	7,3 : 100	7,3 : 100	1
Pferd	325000	25000	7,7 : 100	15,4 : 100	1/2
Kuh	175000	35000	20 : 100	20 : 100	1
Hund	22000	7920	36 : 100	2 : 100	18
Maus	20	59	295 : 100	8,5 : 100	35
Taubenhabicht	950	224	23,5 : 100	5,8 : 100	4
Strauss	40000	21600	54 : 100	3 : 100	18
Sperling	25	27,6	120 : 100	9,2 : 100	12
Haustaube	350	259	74 : 100	5,3 : 100	14
Leghuhn	900	4400	500 : 100	5 : 100	100
Eidechse	11	7	63,6 : 100	7 : 100	9
Blindschleiche	9	4,16	46 : 100	6 : 100	8
Ringelnatter	330	150	45,5 : 100	3,3 : 100	13
Frosch	52	8	15,5 : 100	0,008 : 100	2800

	Körpergewicht in Grammen	Jährliche Production	Productivität	Relatives Gewicht des Embryo	Fruchtbarkeit
Stichling	1,23	0,3	24,4 : 100	0,12 : 100	180
Aal	23	3,3	14,3 : 100	0,23 : 100	60
Schleihe	150	30	20 : 100	0,0013 : 100	15000
Häring	164	37	23 : 100	0,0005 : 100	47000

Die erörterten Abhängigkeitsverhältnisse der Fortpflanzung von der Stoffconsumtion einerseits, von dem anderweitigen Kraftverbrauch anderseits lassen sich einfach durch folgende Gleichungen festhalten. Nennt man g die gesammte Menge der in einer gegebenen Zeit assimilirten Stoffe, h den für den individuellen Haushalt (Wärmebildung, Muskelarbeit u. s. f.) erforderlichen Verbrauch und m das für die Fortpflanzung verwandte Material, so ist $m = g - h$. Bezeichnet man ferner die Fruchtbarkeit mit f und das Gewicht des einzelnen reifen Embryo mit p, so ist $f = \frac{m}{p}$.

§. 65. Arten der Fortpflanzung.

Die Fortpflanzung ist ein Vorgang, bei welchem zu bestimmten Zeiten während des individuellen Lebens gewisse körperliche Bestandtheile der Organismen zu Wesen derselben Art auswachsen und im Laufe dieses Wachsthums meistens vom Mutterorganismus sich lostrennen. Die Fortpflanzung kann entweder unmittelbar an die Vorgänge des plastischen Lebens sich anschliessen, indem sie durch Wachsthumsproducte (Knospen oder Theilstücke) eine Neuerzeugung von Individuen bedingt, oder sie kann in der Bildung abgesonderter entwicklungsfähiger Zellen (Keimzellen oder Sporen) bestehen, oder endlich sie kann geschehen, indem abgesonderte Zellen durch ihre Berührung mit andern Absonderungselementen derselben Species die Fähigkeit der Entwicklung empfangen. Darnach unterscheiden wir:

1) die ungeschlechtliche Fortpflanzung, als deren Unterarten:

a) die Fortpflanzung durch Wachsthumsproducte,

b) die Fortpflanzung durch Keimzellen oder Sporen,

2) die geschlechtliche Fortpflanzung.

Neben diesen sicher nachgewiesenen Fortpflanzungsformen giebt es noch zwei andere Arten der Entstehung von Organismen, die als, übrigens in sehr verschiedenem Grade, hypothetisch bezeichnet werden müssen, nämlich:

3) die Urzeugung, eine Entstehung von Organismen ohne Fortpflanzung, durch directes Zusammentreten unorganisirter Bestandtheile, und

4) die Entstehung neuer Arten von Organismen in Folge allmäliger Veränderung der vorhandenen während ihrer Fortpflanzung durch sehr viele Generationen hindurch.

Der Begriff der Zeugung ist der allgemeine Begriff, der jede Art von Entstehung organischer Wesen in sich fasst. Durch sichere Beobachtung festgestellt ist aber nur die Zeugung durch Fortpflanzung, auf welcher die Fortexistenz der gegenwärtigen Schöpfung beruht. Unsere Betrachtung hat sich daher auch vorzugsweise mit der Fortpflanzung zu beschäftigen. Die Urzeugung und Zeugung durch allmälige Veränderung der Arten sollen hier nur als Erklärungsversuche in Betracht kommen, durch welche man das Räthsel der ersten Entstehung von Organismen zu lösen oder sich zu erleichtern strebte.

A. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung.

§. 66. Fortpflanzung durch Wachsthumsproducte.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Wachsthumsproducte schliesst unmittelbar dem einfachen Wachsthum der Gewebe sich an. Es geht derselben stets eine Vergrösserung, ein Wachsthum des Mutterorganismus voraus, welches entweder diesen in seiner Totalität trifft oder nur an einer beschränkteren Stelle desselben vor sich geht. Wächst der Mutterorganismus mehr oder weniger in seiner Totalität, um dann in zwei oder mehr Theile sich zu spalten, so liegt eine Fortpflanzung durch Theilung vor. Ist dagegen das Wachsthum ein partielles, so dass das neue Individuum an einer beschränkten Stelle dem Mutterorganismus aufsitzt, so ist eine Fortpflanzung durch Knospenbildung vorhanden. Uebrigens sind Theilung und Knospenbildung nur in ihren extremen Fällen deutlich von einander zu trennen, häufig kann das Fortpflanzungsproduct mit demselben Rechte als eine Knospe wie als ein Theilstück betrachtet werden. Beiden Formen der Fortpflanzung ist es eigen, dass die gezeugten Individuen oft noch eine lange Zeit, nicht selten sogar bleibend mit dem Mutterorganismus in Verbindung bleiben. Hierdurch schliesst sich diese Fortpflanzung durch Wachsthumsproducte noch inniger an das einfache Wachsthum an. Einen Organismus, mit welchem die als Wachsthumsproducte gezeugten Individuen in dauernder Verbindung bleiben, bezeichnet man als einen zusammengesetzten Organismus oder einen Individuenstock, speciell im Thierreich auch als Thiercolonie. Rücksichtlich seiner sämmtlichen anderweitigen Functionen, seiner Ernährung, Bewegung u. s. f. kann der zusammengesetzte Organismus die Stelle des einfachen spielen, indem die einzelnen gezeugten Individuen sich in dieser Beziehung bloss wie Organe eines einheitlichen Organismus verhalten und als solche von einander abhängig sind. Zusammengesetzte Organismen dieser Art sind fast alle Pflanzen, unter den Thieren die Polypen, Bandwürmer, Ringelwürmer und einzelne Infusorien (die Vorticellenstöcke).

Die Fortpflanzung durch Theilung findet sich namentlich in der

Classe der Infusorien, ausnahmsweise neben der Knospenbildung auch bei Polypen und Würmern, im Pflanzenreich bei den ein- und mehrzelligen Algen. Meistens ist sie eine Quertheilung, seltener eine Längstheilung (letzteres z. B. bei den Vorticellen). Viele niedere Thiere, Infusorien, Rhizopoden, Polypen, lassen sich künstlich in jeder beliebigen Richtung theilen, und jedes der Theilstücke wächst wieder zu einem ganzen Individuum aus.

Eine grosse Analogie mit der Fortpflanzung durch Wachsthumsproducte, namentlich durch Theilung, hat die Regeneration verloren gegangener Körperbestandtheile, die in den niedersten Thierclassen eine fast unbegrenzte ist, die aber selbst bei manchen nakten Amphibien (z. B. den Tritonen) zur Wiedererzeugung zusammengesetzter Organe, der Extremitäten, des Schwanzes u. s. w., führt. Die Regeneration schliesst sich zunächst an die künstliche Theilung an. In der That ist z. B. die bei der künstlichen Theilung unseres Süsswasserpolypen (Hydra viridis) geschehende Vermehrung der Individuen ebenso gut fast eine Fortpflanzung durch Zerfall in einzelne Theilstücke zu nennen wie eine Regeneration der Theilstücke zu vollständigen Individuen.

Die Knospenbildung ist die verbreitetste unter den ungeschlechtlichen Fortpflanzungsformen. Bei allen zusammengesetzten Pflanzen beruht das Wachsthum des Individuenstocks neben der Theilung auf Knospenbildung. Unter den Thieren findet sich die Knospenzeugung bei den Polypen, Scheibenquallen, Bryozoen, Tunicaten, Bandwürmern, Ringelwürmern. Die Knospen erscheinen entweder seitlich am Körper und werden dann als Lateralknospen bezeichnet oder in der Körperaxe, als Axillarknospen. Ein Beispiel lateraler Knospenbildung bieten die Polypenstöcke; bei den Pflanzen beruht das eigentliche Wachsthum meist auf Theilung der Zellen, während die Knospen gleichfalls lateral auftreten. Ein Beispiel axillarer Knospenbildung sind die Bandwürmer und Ringelwürmer: bei ersteren geschieht die Knospenbildung am einen Leibesende, bei letzteren in der Continuität der Leibesringel. Die laterale Knospenbildung entspricht vollständig der Längstheilung, die axillare Knospenbildung der Quertheilung.

Die zusammengesetzten Organismen können nur vom Standpunkt der Generationslehre als Individuenstöcke bezeichnet werden, und zwar desshalb, weil eine grosse Zahl von Theilen dieser Organismen sich in Bezug auf die ungeschlechtliche Fortpflanzung gleichwerthig verhalten, Wachsthumsproducte aus sich erzeugen können. Diese Theile können aber in anderer Hinsicht sich wie Organe eines einfachen Individuums verhalten, d. h. die Functionen des einfachen Individuums, Ernährung, Bewegung u. s. w., können unter dieselben vertheilt sein. Bei dieser Arbeitstheilung tritt dann zugleich ein, dass einzelne der ungeschlechtlich entstandenen Individuen die specielle geschlechtliche Fortpflanzungsfunction übernehmen. So lassen sich die Befruchtungsorgane der höheren Pflanzen als die zunächst durch ungeschlechtliche Zeugung entstandenen Geschlechtsindividuen des ganzen Individuenstocks betrachten. Ebenso zerfallen z. B. die frei schwimmenden Colonieen der Röhrenquallen in locomotive Indivi-

duen (die Schwimmglocken) und in Ernährungs- und Fortpflanzungsthiere. Wie die einzelnen, mit getrennten Functionen betrauten Theile der Pflanze morphologisch einander analog sind, so auch die einzelnen der Arbeitstheilung unterworfenen Individuen einer Thiercolonie.

§. 67. Fortpflanzung durch Sporen.

Die Fortpflanzung durch Keimzellen oder Sporen steht in der Mitte zwischen der Fortpflanzung durch Wachsthumsproducte und der Fortpflanzung durch befruchtete Eier. Die Keimzelle entsteht bei den Thieren meist frei in der Leibeshöhle, durch eine Art innerer Knospenbildung, sie trennt aber sogleich sich von dem Mutterorganismus, und ihre Weiterentwicklung entspricht im Wesentlichen der Entwicklung des Eies.

Im Pflanzenreich kommt die Fortpflanzung durch Sporen bei den Pilzen, Flechten und Algen vor. Bei den letzteren sind sehr häufig die Sporen mit Wimpern versehen. In vielen Fällen hat sich jedoch die angebliche Sporenfortpflanzung bereits als eine geschlechtliche Fortpflanzung herausgestellt. Das Nämliche gilt von der Fortpflanzung der Infusorien. Namentlich sind, wie es scheint, alle Fälle von sogenannter Conjugation bei Algen und Infusorien auf eine geschlechtliche Fortpflanzung zu beziehen. Die Conjugation besteht im Allgemeinen darin, dass zwei Individuen an einer Stelle ihres Leibes mit einander verwachsen und durch diese Verwachsungsstelle ihre Geschlechtsproducte austauschen. Bei gewissen Algen, den Conjugaten, führt dies sogar zur völligen Verschmelzung der beiden Individuen (Copulation) *).

Im Thierreich findet sich die Vermehrung durch Keimzellen bei den Trematoden und Infusorien. Ausserdem kann man die Vermehrung der ungeschlechtlichen Individuen unter den Blattläusen (Aphiden) als eine Fortpflanzung durch Keimzellen betrachten. Diese ungeschlechtlichen Blattläuse, die abwechselnd mit geschlechtlichen auftreten, besitzen einen Keimstock, der vollständig dem Eierstock der Geschlechtsthiere entspricht, und aus dem die Keimzellen in die Leibeshöhle fallen, um sich dort zu entwickeln.

§. 68. Generationswechsel und Parthenogenesis.

Die beiden Formen ungeschlechtlicher Fortpflanzung finden sich weitaus in den meisten Fällen, vielleicht sogar immer, nicht als ausschliessliche Fortpflanzungsweisen, sondern sie setzen eine geschlechtliche Fortpflanzung voraus, mit welcher sie abwechseln. Bei diesem Wechsel geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung sind dann in den meisten Fällen die geschlechtlich zeugenden Individuen überhaupt abweichend organisirt von den ungeschlechtlich zeugenden Individuen. Es zer-

*) Pringsheim, zur Kritik und Geschichte der Untersuchungen über das Algengeschlecht. Berlin 1857. Balbiani, recherches sur les phénomènes sexuels des Infusories. Paris 1861.

fällt so die ganze Lebensgeschichte der Thier- oder Pflanzenspecies in zwei oder sogar mehr Generationen, von denen die geschlechtliche gewöhnlich durch ungeschlechtliche Fortpflanzung und die geschlechtslose durch geschlechtliche Fortpflanzung entsteht. Dieses abwechselnde und regelmässige Aufeinanderfolgen von ungeschlechtlich und geschlechtlich zeugenden Individuen innerhalb einer Species bezeichnet man als Generationswechsel.

Wenn man den Generationswechsel in seiner weitesten Bedeutung fasst, so kann man alle höheren Pflanzen demselben subsumiren. Wir haben oben gesehen, dass man eine solche Pflanze als einen Individuenstock betrachten darf. Von den einzelnen Individuen dieses Stocks pflanzen diejenigen, welche die Achsenorgane der Pflanze zusammensetzen, ungeschlechtlich, durch Theilung und Knospenbildung, sich fort, und sie erzeugen am Schluss einer Reihe von Generationen die Geschlechtsindividuen, die Staubgefässe und Fruchtblätter, aus deren Befruchtungsfunctionen eine neue zunächst ungeschlechtliche Generation wieder ihren Ursprung nimmt. Eine noch grössere Analogie mit dem Generationswechsel der Thiere hat die Fortpflanzung der mit Stamm und Blättern versehenen Kryptogamen. Dagegen kommt bei den Pilzen, z. B. bei dem Mutterkornpilz, ein Wechsel der Fortpflanzung vor, der nicht dem eigentlichen Generationswechsel zugehört, indem bei ihm nur zwei verschiedene Formen ungeschlechtlicher Vermehrung auf einander folgen, eine Knospenzeugung und eine Sporenbildung. Immerhin ist es in diesen Fällen nach der Analogie mit den sonstigen Thatsachen des Generationswechsels wohl möglich, dass die Sporenzeugung sich, wie schon öfter, als eine geschlechtliche Zeugung herausstellt.

Im Thierreich finden sich die ausgeprägtesten Beispiele von Generationswechsel, für die ursprünglich Stenstrup, der Entdecker desselben, diese Bezeichnung eingeführt hat, bei den Bandwürmern, Trematoden und Polypen. Man nennt hier diejenigen Thiere, welche auf geschlechtslosem Wege die Geschlechtsthiere erzeugen, die Ammen. Die Fortpflanzung der Amme kann auf dem Weg der Knospenbildung oder der Sporenbildung geschehen, sie kann entweder eine Reihe ungeschlechtlicher Generationen hervorbringen, bevor die Geschlechtsthiere entstehen, oder sie kann sogleich in erster Generation Geschlechtsthiere erzeugen. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Knospenbildung führt immer zu den Thierstöcken. Solche Thierstöcke sind die Bandwürmer und die Polypenstöcke. Jeder Bandwurm ist eine Colonie, bestehend aus der Bandwurmamme, dem so genannten Kopf oder Scolex, und den durch Knospenbildung aus ihm hervorgegangenen Geschlechtsthieren, den Gliedern oder Proglottiden. Aus den Gliedern gehen durch geschlechtliche Fortpflanzung blasenförmige Embryonen hervor, deren jeder, wenn er die günstigen Bedingungen findet, sich wieder zu einem Scolex entwickelt. Wenn durch die Knospenbildung zunächst eine geschlechtslose Generation entsteht, so bildet sich ein Ammenstock. Die Röhrenquallen, Hydroiden, Scheibenquallen bilden solche Ammenstöcke. Wo die Larve mit dem ausgebildeten Thier eine längere Zeit in Verbindung bleibt, da finden sich stets zugleich noch anderweitige Arbeitstheilungen; ebenso bestehen diese zwischen den einzelnen Individuen der Ammenstöcke. (S. §. 66.)

Auch bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Keimzellen, welche bei den Trematoden nachgewiesen ist, kommt zuweilen eine Aufeinanderfolge mehrerer Ammengenerationen vor. Es entstehen hier durch geschlechtliche Zeugung Em-

bryonen, die zunächst immer zu Ammen von sehr abweichender Gestalt werden. Die Amme zeugt in ihrem Innern durch die Entwicklung hier vorhandener Keimzellen entweder noch einmal eine Ammenbrut oder eine Brut von so genannten Cercarien, d. h. von Trematodenlarven, die den geschlechtlichen Trematoden schon vollkommen ähnlich sind, nur dass sie einen Schwanz besitzen, den sie aber später abwerfen, wodurch sie in wirkliche Trematoden übergehen.

Man hat die Ammenindividuen im Generationswechsel auch Larven genannt, indem man den Generationswechsel als eine Metamorphose auffasst, die von der gewöhnlichen Metamorphose, wie z. B. die Insecten sie zeigen, nur dadurch sich unterscheidet, dass sie auf zwei oder sogar mehr Generationen vertheilt ist Da man nun überall das geschlechtsreife Thier als das fertige Individuum betrachtet, so ist auch die Amme als der noch nicht geschlechtlich entwickelte Zustand der Larve analog.

Aehnlich dem Wechsel geschlechtlicher und geschlechtsloser Individuen, wie der Generationswechsel innerhalb der nämlichen Species ihn zeigt, kommt bei gewissen Thieren ein Wechsel geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung an einem und demselben Individuum vor. Am wichtigsten ist in dieser Beziehung der Wechsel zwischen der Production von Eiern, die durch Befruchtung sich entwickeln, und von Eiern, die sich unbefruchtet entwickeln, also vollständig den Keimzellen entsprechen, wie er bei manchen Insecten, namentlich den Bienen, nachgewiesen ist. Man bezeichnet diese Erzeugung sich unbefruchtet entwickelnder Eier als Parthenogenesis (jungfräuliche Zeugung). Sie steht immer zu der Geschlechtseigenthümlichkeit der gezeugten Thiere in Beziehung, indem die befruchteten Eier einerseits und die unbefruchteten Eier anderseits Thiere von entgegengesetztem Geschlechte liefern. Bei den Bienen z. B. ist das befruchtete Ei weiblich, das unbefruchtete Ei aber männlich.

Als abwechselnde geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung könnte man auch die Fortpflanzung der Ringelwürmer betrachten, bei welchen neben geschlechtlicher Zeugung eine axillare Knospenbildung und Selbsttheilung der Individuen vorkommt Mit grösserem Recht sind aber die Ringelwürmer als zusammengesetzte Thiere anzusehen, jeder Körperringel also als ein einfaches Individuum. Den Fällen eigentlicher Parthenogenesis nähert sich dagegen mehr die Fortpflanzung der Blattläuse Da es aber bei diesen regelmässig andere Individuen sind, die sich ungeschlechtlich, andere, die sich geschlechtlich vermehren, so betrachtet man wahrscheinlich passender die geschlechtslosen Blattläuse als die Ammen der Geschlechtsthiere, subsumirt also den Fall dem Generationswechsel. Vor den ausgeprägten Fällen von Generationswechsel ist dieser jedoch dadurch ausgezeichnet, dass die Ammen den weiblichen Geschlechtsthieren sehr ähnlich sind.

Seit das früher namentlich durch A. Braun behauptete Vorkommen der Parthenogenesis im Pflanzenreich durch die neueren Untersuchungen von Karsten u. A. widerlegt ist, beschränkt man das Vorkommen derselben auf gewisse Insectenarten. Am bekanntesten unter denselben sind die Bienen. Der Bienenstaat besteht aus einem ausgebildeten Weibchen, der Bienenkönigin, aus verkümmerten Weibchen, die keine Fortpflanzungsfunctionen verrichten kön-

nen, den Arbeiterinnen, und aus den männlichen Bienen oder Drohnen. Die letzteren bevölkern aber nur transitorisch den Bienenstock da sie im Herbst von den Arbeiterinnen vertrieben werden und dann zu Grunde gehen. Die Bienenkönigin macht im Frühjahr ihren Hochzeitsflug, auf dem sie befruchtet wird. Sie besitzt dann die Fähigkeit abwechselnd und nach Willkür männliche und weibliche Eier zu legen. Die ersteren, die Drohneneier, legt sie in die weiten Zellen, die letzteren, die Arbeiterinneneier, legt sie in die engen Zellen des Stocks. Eine unbefruchtete Königin wird drohnenbrütig, d. h. sie legt nur noch männliche Eier. Die Fähigkeit dieser willkürlichen Geschlechtsbestimmung der Eier durch die Königin hat nach Siebold ihre Ursache in einem receptaculum seminis, welches die Königin besitzt, und in welchem sie lange Zeit, selbst 3—4 Jahre lang, den Samen aufbewahren kann. Aus dieser Samentasche befruchtet sie selbst das Ei bei seinem Durchtritt durch die Legröhre und wandelt dadurch das ohne Befruchtung männliche Ei in ein weibliches Ei um. Doch ist es keineswegs Regel bei der Parthenogenesis, dass das unbefruchtete Ei männlich, das befruchtete weiblich ist, bei den Sackträgern (Psychiden) z. B. findet das umgekehrte Verhältniss statt *).

B. Die geschlechtliche Fortpflanzung.

§. 69. Die Geschlechtsdifferenz.

Die geschlechtliche Fortpflanzung fordert nicht bloss einen Keim, der das Bildungsmaterial des entstehenden Thieres enthält, sondern ausserdem ein zweites Formelement, das durch seine unmittelbare Einwirkung erst jenen Keim zur Entwicklung anregt. Ei und Samen sind Ausscheidungsproducte, die entweder von einem und demselben Individuum oder von verschiedenen Individuen erzeugt werden. Die Vereinigung der Geschlechtsorgane auf demselben Individuum findet sich bei den meisten Pflanzen und bei den hermaphroditischen Thieren; der Dualismus der Geschlechter wird bei der Mehrzahl der Thiere und bei den diöcischen Pflanzen getroffen.

Zu den hermaphroditischen Thieren gehören vorzugsweise folgende: die Lungenschnecken, Nacktschnecken, Flossenfüsser, Tunicaten, Regenwürmer, Egel, Plattwürmer, Bandwürmer, Strudelwürmer, Rippenquallen, Cirrhipedien und einige Muschel-Genera.

Auch wo beide Geschlechtsproducte von einem einzigen Individuum producirt werden, da ist doch sehr häufig eine Begegnung der Geschlechtsstoffe verschiedener Individuen zur dauernden Erhaltung der Art erforderlich. So hat sich selbst bei der Beobachtung der monöcischen Gewächse ergeben, dass eine zeitweilig eintretende gegenseitige Befruchtung unerlässlich ist, wenn die Generation nicht allmälig verkümmern soll. Bei den hermaphroditischen Thieren aber findet sich die gegenseitige Befruchtung noch viel allgemeiner, es reiht sich hier die Selbstbefruchtung durch ihr bloss vicariirendes Auftreten noch an die ungeschlechtliche Zeugung an.

*) v. Siebold, Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen. Leipzig 1856.

Die Versuche von Gärtner haben gezeigt, dass, wenn man monöcische Gewächse vollkommen von ihres gleichen isolirt, die Samen mit der Zeit ihre Entwicklungsfähigkeit verlieren. Theils durch die bewegte Luft, theils durch blüthenbesuchende Insecten wird der Samenstaub von einer Pflanze auf die andere übergeführt *). Unter den Zwitterthieren sind es namentlich die träge beweglichen, die als Schmarotzer lange Zeit isolirt lebenden, bei denen die Selbstbefruchtung für die Erhaltung der Art eine Bedeutung hat. Bei den Schnecken macht die gegenseitige Lage der Geschlechtsorgane eine Selbstbefruchtung unmöglich Bei den Salpen gelangen die weiblichen und männlichen Organe in verschiedenen Zeiten zur Entwicklung. Im Allgemeinen ist bei den hermaphroditischen Landthieren gegenseitige Befruchtung die Regel, bei den Wasserthieren scheint Selbstbefruchtung häufiger vorzukommen, hier bietet aber immer das Wasser die Möglichkeit, die Geschlechtsproducte verschiedener Individuen mit einander in Berührung zu bringen.

Sobald die Geschlechtsorgane auf verschiedene Individuen vertheilt sind, erstreckt sich die Geschlechtsdifferenz selten ausschliesslich auf die Geschlechtsorgane, sondern sie tritt theils in der besonderen Ausbildung bestimmter Theile, welche das eine Geschlecht, am häufigsten das männliche, kennzeichnen, theils in der gesammten Organisation zu Tage. In letzterer Beziehung ist das männliche Geschlecht meistens durch eine grössere Ausbildung der Organe der animalen Functionen ausgezeichnet, beim weiblichen Geschlecht dagegen nehmen die Organe der Fortpflanzungsverrichtungen selbst meistens einen grösseren Raum ein. Die äusseren Geschlechtsverschiedenheiten beim Menschen lassen sich grossentheils auf dasselbe Moment zurückführen.

Das Minimum der Geschlechtsdifferenz im Thierreich besteht darin, dass sich dieselbe, wie z. B. bei den meisten Fischen, auf das Vorhandensein verschiedener Geschlechtsdrüsen beschränkt. Eine ausgebildetere Geschlechtsdifferenz tritt meistens erst auf, indem an den Zuleitungswegen der Geschlechtsdrüsen Begattungsorgane entstehen, die in beiden Geschlechtern durchgängig identisch angelegt sind, sich aber dann, der verschiedenen Function entsprechend, in verschiedener Weise weiter entwickeln. Sehr häufig treten dann bei den männlichen Thieren weitere Organe auf, die mehr in mittelbarer Beziehung zu den Begattungsverrichtungen stehen, aber als äussere Merkmale für die Geschlechtsdifferenz besonders kennzeichnend sind, so der Sporn des Hahnes, das Geweih der Hirsche, die Klammerorgane männlicher Käfer. Dazu kommen oft noch Differenzen, die nur der Auszeichnung halber vorhanden zu sein scheinen, wie der Kamm des Hahns, die Mähne des männlichen Löwen, der besondere Farbenschmuck männlicher Vögel.

Der Umstand, dass bei den männlichen Thieren die Organe der animalen Functionen, also besonders Scelett und Muskeln, kräftiger entwickelt sind, bedingt es, dass meistens auch die männlichen Thiere eine bedeutendere Körpergrösse besitzen. Dass hingegen die Fortpflanzungsorgane bei den weiblichen Thieren

*) Gärtner, Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungs-Organe der vollkommenen Gewächse. Stuttgart 1844.

einen grösseren Raum hinwegnehmen, liegt theils in der bedeutenderen Grösse der weiblichen Geschlechtsproducte theils in dem Umstand begründet, dass der Embryo von dem weiblichen Thier sehr oft bis zu einer gewissen Stufe der Entwicklung beherbergt wird. Die Unterschiede in den Proportionen der männlichen und weiblichen Gestalt des Menschen deuten auf dieselbe Ursache hin. Das männliche Scelett ist in allen seinen Dimensionen grösser als das weibliche, an diesem fällt nur sogleich der grössere Unterleibsraum, überhaupt die grössere Längenausdehnung des ganzen Rumpfes gegenüber dem Längsdurchmesser der Extremitäten und des Kopfes in die Augen.

Die Ursachen der Geschlechtsdifferenz sind nur in jenen Fällen klar ermittelt, in welchen dieselbe von der Befruchtung oder Nichtbefruchtung abhängt, also bei den Insecten mit Parthenogenesis. Bei allen übrigen Organismen, bei welchen sowohl männliche als weibliche Individuen aus befruchteten Eiern entstehen, lassen sich bis jetzt nur einzelne Momente namhaft machen, die auf die Bestimmung des Geschlechtes von Einfluss sind. Die hauptsächlichsten dieser Momente sind folgende:

1) Die Ernährung des Mutterorganismus und die auf dieselbe influirenden Ursachen. Bei allen diöcischen Pflanzen hat man beobachtet, dass Wärme, Licht und Trockenheit die Entwicklung des männlichen, Feuchtigkeit und Düngung die Entwicklung des weiblichen Geschlechtes begünstigen. Unsicherer sind die in dieser Beziehung an Thieren angestellten Beobachtungen. Nach Einigen soll auch hier eine günstigere Ernährung im Ganzen die Entwicklung des weiblichen Geschlechtes begünstigen, doch kann dies noch keineswegs als sicher festgestellt gelten.

Knight hat zuerst beobachtet, dass Melonen und Gurken bei hoher Temperatur nur männliche, bei niedriger Temperatur nur weibliche Blüthen trugen. Nach Geoffroy St.-Hilaire sollen bei den kärglich genährten Menageriethieren die männlichen Jungen überwiegen. Nach Malaguti sollen diejenigen Schaafe, die weibliche Lämmer zur Welt bringen, durchschnittlich ein höheres Gewicht besitzen als diejenigen, die Bocklämmer gebären. Ploss hat das Nämliche auch beim Menschen nachzuweisen versucht. Auf dem Lande werden nach ihm mehr Knaben geboren als in den Städten, was mit der meist kärglicheren Ernährung der Landbewohner zusammenhänge. Auch den auffallenden Knabenüberschuss in manchen Ländern, z. B. in Russland, führt Ploss auf die nämliche Ursache zurück. Wappäus hat jedoch besonders an der Statistik von Schweden nachgewiesen, dass Hungersnoth und Misswachs keinen ersichtlichen Einfluss auf das Verhältniss der männlichen und weiblichen Geburten besitzen, und dieser Statistiker ist daher geneigt anzunehmen, dass die Ernährungsverhältnisse überhaupt von keiner hervorragenden Wichtigkeit für die Geschlechtsdifferenz sind *).

2) Die Individualität des Vaters und der Mutter. Der Einfluss dieses Momentes kann insbesondere bei den höheren Thieren

*) Ploss, über die die Geschlechtsverhältnisse der Kinder bedingenden Ursachen. Berlin 1858. Wappäus, allgemeine Bevölkerungsstatistik, Bd. 2.

als sicher nachgewiesen betrachtet werden, und zwar ist allgemein auf das Geschlecht die Individualität des Vaters von geringerem Einfluss als diejenige der Mutter, während in Bezug auf die übrigen physischen Eigenthümlichkeiten, z. B. der Rasse, das entgegengesetzte Verhältniss stattzufinden scheint. Zunächst ist es das Alter des Vaters und der Mutter, welches vorzüglich für die Entwicklung des Geschlechtes von Wichtigkeit ist. Es lässt sich in dieser Hinsicht als allgemeines Gesetz aussprechen, dass mit dem Alter des Vaters oder der Mutter der Einfluss auf das Geschlecht in derjenigen Richtung zunimmt, die dem eigenen Geschlechte entspricht, dass also jeder Organismus eine um so höhere Neigung besitzt, bei der Zeugung sein eigenes Geschlecht wieder zu erzeugen, je älter er ist. Von nachweisbarem Einflusse ist daher das Altersverhältniss zwischen Vater und Mutter. Das grössere Alter des Vaters macht im Allgemeinen das männliche Geschlecht bei der Nachkommenschaft überwiegend, das grössere Alter der Mutter das weibliche Geschlecht. Ausser dem Alter scheinen noch andere Eigenthümlichkeiten in der Individualität beider Eltern für das Geschlecht bestimmend zu sein. Darauf deutet z. B. hin, dass sehr fruchtbare weibliche Individuen und solche, die sich durch Mehrgeburten auszeichnen, gewöhnlich einen Ueberschuss männlicher Nachkommen haben.

Der Einfluss des Alters beider Eltern auf das Geschlecht der Nachkommen ist namentlich durch die sorgfältigen Beobachtungen Hofacker's an Haussäugethieren und am Menschen nachgewiesen. Wir geben hier beispielsweise eine Tabelle über den Einfluss des Altersverhältnisses, die von Sadler aus den Geschlechtsregistern der englischen Pairs zusammengestellt ist.

Verhältniss der männlichen zu den weiblichen Geburten.

Vater jünger als die Mutter . . .	86 : 100
Vater eben so alt	94 : 100
Vater 1—6 Jahre älter	103 : 100
Vater 6—11 Jahre älter	126 : 100
Vater 11—16 Jahre älter	147 : 100
Vater über 16 Jahre älter . . .	163 : 100

Das mittlere Verhältniss der geboren werdenden Knaben zu den Mädchen ist in den europäischen Ländern 105 : 100. Dieses Verhältniss ist ohne Zweifel durch das Altersverhältniss der in die Ehe Tretenden, wie es die Sitte festgestellt hat, bedingt. Auch in den aussereuropäischen Ländern ist nach Wappäus das Verhältniss nahehin das nämliche, ausgenommen in Australien, wo die grosse Seltenheit der Frauen eine sehr frühe Heirath derselben verursacht, und wo daher der Knabenüberschuss sehr bedeutend ist (120,9 : 100). Die grössere Sterblichkeit der Knaben in den ersten Jahren nach der Geburt bedingt es übrigens, dass trotz dieses Missverhältnisses der Geburten in den meisten Ländern gegen die Zeit der Pubertät hin eine Gleichheit in der Zahl der Individuen beiderlei Geschlechts eintritt*).

---

*) Hofacker, über die Eigenschaften, welche sich von den Eltern auf die Nachkommen vererben. Quetelet, sur l'homme, t. I. Wappäus,

3) Die Zeit der Befruchtung des Eies. Nach einigen Beobachtungen an Säugethieren ist der Zeitpunkt, in welchem der befruchtende Same mit dem Ei in Berührung kommt, auf das Geschlecht von directem Einflusse. Kühe, deren Eier im Anfang der Brunst befruchtet werden, gebären nach den Beobachtungen von Thury ausschliesslich Kuhkälber, solche, deren Eier gegen Ende der Brunst befruchtet werden, ausschliesslich Stierkälber. Es scheint also, dass die im Anfang der Brunstzeit gereiften und sich lösenden Eier schon vor der Befruchtung eine Tendenz zur Entwicklung weiblicher Embryonen, umgekehrt die gegen Ende der Brunstzeit reifenden Eier eine Tendenz zur Entwicklung männlicher Embryonen besitzen.

Diese Beobachtungen von Thury beweisen unmittelbar, dass die früher vielfach verbreitete Ansicht, das Geschlecht entstehe erst durch Einflüsse während der Embryonalentwicklung, welche Ansicht sich auf die ursprüngliche Gleichartigkeit in der Anlage der Geschlechtsorgane stützte, unrichtig ist. Thury's Beobachtungen lassen sich nur unter der Voraussetzung verstehen, dass das Ei vor der Befruchtung schon die Tendenz zur Entwicklung eines bestimmten Geschlechtes besitzt. Dagegen bleibt es künftigen Bestätigungen überlassen zu entscheiden, ob immer, wie in den auf Thury's Veranlassung an Kühen angestellten Versuchen, das im Anfang der Brunst gelöste Ei weiblich ist, oder ob überhaupt bei allen Thieren das Moment der Zeit der Befruchtung von Einfluss ist*).

§. 70. Die Geschlechtsproducte.

Das Ei ist in allen Thierclassen von übereinstimmender Beschaffenheit. Es besitzt nämlich die wesentlichen Bestandtheile der Zelle. Den Zelleninhalt bezeichnet man als Dotter, die Zellenmembran als Dotterhaut und den Zellenkern als Keimbläschen. Das letztere, das sich gewöhnlich als ein einen flüssigen Inhalt umschliessendes Bläschen nachweisen lässt, enthält, meist an einer Stelle seiner Peripherie aufsitzend, ein dunkles Kernkörperchen, den Keimfleck. An der Dotterhaut des Eies vieler Wirbellosen und einiger Fische ist eine besondere Oeffnung nachgewiesen, durch welche die Samenkörperchen bei der Befruchtung in den Dotter eindringen, die Mikropyle.

Der wichtigste dieser Bestandtheile ist der Eidotter. Er liefert die Anlage zu dem Embryo. Sämmtliche thierischen Eier kann man in zwei Classen eintheilen, je nachdem entweder der ganze Dotter das Material zur Entwicklung des Embryo liefert, oder je nachdem nur ein Theil des Dotters hierzu verwandt wird, während der andere Theil zur Ernährung des Embryo dient. Die Eier, deren ganzer Dotter unmittelbar in die Bildung

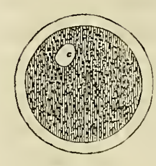
---

allgemeine Bevölkerungsstatistik, Bd. 2. Nasse, Arch. f. wissensch. Heilk. Bd. 9.

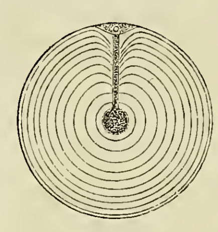
*) Thury, über das Gesetz der Erzeugung der Geschlechter. Aus dem Franz. von Pagenstecher. Leipzig 1864.

der Gewebe des Embryonalkörpers eingeht, bezeichnet man als Eier mit totaler Furchung oder als holoblastische Eier, die Eier, deren Dotter in einen Bildungsdotter und einen Ernährungsdotter zerfällt, bezeichnet man als Eier mit partieller Furchung oder als meroblastische Eier.

Als Typus der holoblastischen Eier kann das Säugethierei, als Typus der meroblastischen Eier das Vogelei dienen. Das Säugethierei (Fig. 18) lässt deutlich die wesentlichen Bestandtheile der Zelle unterscheiden. Seine Dotterhaut, die Zellenmembran, ist ziemlich dick und von durchsichtiger Beschaffenheit (zona pellucida). Dotter oder Inhalt zeigt in einer homogenen Flüssigkeit zahlreiche feine Körnchen und Fettmolecüle. Endlich das Keimbläschen, dem die Bedeutung des Kerns zukommt, ist ein mit klarer Flüssigkeit erfülltes und von einer sehr zarten Membran umschlossenes Bläschen, das etwas excentrisch liegt und einen dunkleren festen Kern, den Keimfleck, enthält.


Fig. 18.

Dagegen hat das Vogelei (Fig. 19) eine weit zusammengesetztere Beschaffenheit. Die Dotterhaut führt hier an ihrer Innenfläche eine Schichte von kleinen Plasterepithelzellen, die aber bei der Reifung des Eis allmälig zerfallen. Der Dotter selbst besteht aus dem Bildungsdotter und aus dem Nahrungsdotter. Der Bildungsdotter ist der kleine weisse, nach oben gelegene Fleck unmittelbar unter der Dotterhaut, den man als Hahnentritt, Narbe oder Keimscheibe bezeichnet (cicatricula, discus proligerus). Von ihm aus geht ein weisslicher Streifen bis in den Mittelpunkt des Dotters, wo er sich zur Dotterhöhle erweitert. Die Keimscheibe ist aus Körnchen und Fettmolecülen zusammengesetzt, in deren Mitte das Keimbläschen eingebettet liegt. Die Dotterhöhle nebst dem sie mit der Keimscheibe verbindenden weissen Strang ist sehr dünnflüssig und enthält nur wenige kleine Bläschen und Fetttröpfchen. Man bezeichnet diesen ganzen mittleren Theil des Vogeldotters auch als weissen Dotter. Er ist nun in concentrischen Schichten von dem weit massereicheren gelben oder Nahrungsdotter umgeben. Der gelbe Dotter besteht in seiner anfänglichen Entwicklung aus Elementen, die sich deutlich als Zellen ausweisen, deren Membran und Kern aber später verloren gehn, und deren Inhalt sich immer mehr mit Fettkörnchen erfüllt. Das vollkommen reife Ei enthält daher als ausgebildete Zelle nur noch das Keimbläschen. Der Unterschied zwischen Säugethier- und Vogelei besteht somit im Wesentlichen darin, dass jenes eine einfache Zelle ist, in der erst in Folge der Befruchtung ein endogener Vermehrungsprocess beginnt, während dieses eine Zelle ist, die schon im Verlauf ihres Wachsthums eine Menge kleinerer Zellen durch Theilung ihres Inhalts erzeugt hat. Dabei

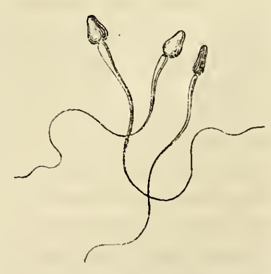

Fig. 19.

betrifft aber dieser Vermehrungsprocess vor der Befruchtung den Nahrungsdotter, während die Zellenvermehrung nach der Befruchtung allein im Bildungsdotter von statten geht.

Da das Säugethierei nur $^1/_{10}$ bis $^1/_{20}'''$ im Durchmesser hat, während das Vogelei oft die Grösse von mehreren Zollen erreicht, so musste schon dieser Grössenunterschied neben der sonstigen Differenz den Verdacht erwecken, dass nur ein Theil des Vogeleies dem ganzen Säugethierei entsprechen möchte. So hielt denn auch v. Baer, der Entdecker des Säugethiereis, das Vogelei für das Analogon des Eierstockfollikels und sein Keimbläschen allein für das dem Säugethierei entsprechende Gebilde. Später wurde diese Ansicht von H. Meckel und Allen Thomson dahin modificirt, dass die Keimscheibe mit dem weissen Dotter dem Säugethierei entspreche, während der gelbe Dotter eine Epithelproduction sei, die dem Epithel des Follikels correspondire Der einzige triftige Beweisgrund für diese Ansicht, die Existenz einer besondern innern, den weissen vom gelben Dotter trennenden Dottermembran, die von Meckel und Thomson behauptet wurde, kann nicht aufrecht erhalten werden, da es keinem andern Forscher noch gelang jene Membran zu beobachten *).

Thiere mit holoblastischen Eiern:	Thiere mit meroblastischen Eiern:
Säugethiere	Vögel
Batrachier	Beschuppte Amphibien
Cyclostomen	Plagiostomen und Teleostier
Niedere Kruster (Entomostraceen)	Höhere Kruster
„ Arachniden (Milben)	„ Arachniden
Anneliden	Insecten
Niedere Mollusken	Cephalopoden.
Würmer	
Strahlthiere.	

Der Same besteht aus zahlreichen beweglichen Elementen, den Samenkörperchen, und einer zähen Flüssigkeit, in welcher dieselben schwimmen. Die fast überall wiederkehrende Grundform der Samenkörperchen ist die lineare Form eines Haares mit verdicktem vorderem Ende, dem Kopf, und zugespitztem hinterem Ende, dem Schweif. (Fig. 20 Samenkörperchen vom Menschen.) Bei manchen niederen Thieren finden sich jedoch auch Samenkörperchen von Kern- oder Zellenform, denen übrigens die Beweglichkeit fehlt. Ueber die Bewegungen der Samenkörperchen vergl. §. 44. Die Samenkörperchen sind Entwicklungsproducte von Zellen, die morphologisch der Eizelle vollkommen entsprechen. Diese männlichen Keimzellen erfahren noch innerhalb der Geschlechtsdrüse eine Umwandlung, welche dem Furchungsprocesse des befruchteten Eies ähnlich ist, ihr Inhalt zerfällt nämlich in Tochterzellen, deren jede zu einem Samenkörperchen auswächst.


Fig. 20.

*) Meckel, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 3. Thomson, Art. ovum in Todd's Cyclopaedia of Anatomy. Leukart, Art: Zeugung.

§. 71. Befruchtung und Entwicklung.

Der Vorgang der Befruchtung besteht in dem Eindringen der Samenkörperchen in das Ei, für welches wahrscheinlich in der Dotterhaut aller Eier eine oder mehrere besondere Oeffnungen existiren. Kurz nach der Befruchtung beginnt die Entwicklung des Embryo aus dem Ei. Diese Entwicklung nimmt ihren Anfang mit dem Furchungsprocess, der, je nachdem er das ganze Ei (totale Furchung) oder nur einen Theil desselben (partielle Furchung) trifft, verschieden verläuft, im Allgemeinen aber nach der Regel der Zweitheilung vorwärts schreitet. Der Furchungsprocess hat die Bedeutung einer endogenen Zellenvermehrung. Zuerst trennt sich der ganze Dotter oder der sich furchende Theil desselben in zwei Hälften, dann jede dieser Hälften wieder in zwei Hälften, u. s. f. Erst im weiteren Verlauf der Furchung kommt es bei manchen Eiern vor, dass die verschiedenen Theile ihres Inhalts mit verschiedener Geschwindigkeit in dieser Furchung vorwärts schreiten. Am Ende des Furchungsprocesses ist entweder aus dem ganzen Ei oder aus dem Bildungsdotter desselben ein Haufe von Zellen geworden, aus dem sich nunmehr nach den Regeln der Zellenmetamorphose (§. 18 u. f.) die Gewebe und Organe des Embryokörpers aufbauen.

Das erste Anzeichen der eintretenden Furchung ist stets das Verschwinden des Keimbläschens. Die entstandenen Furchungskugeln haben dann jede einen Kern, ihre Inhaltsmasse entspricht ganz der dunkelkörnigen Dottermasse, durch deren Theilung sie entstanden sind. Eine Membran besitzen die Furchungskugeln nicht. (S. Fig. 16 S. 104). Erst nachdem am Schluss des Furchungsprocesses der Bildungsdotter in Bildungszellen sich aufgelöst hat, beginnt an diesen die Membranbildung. Die Art der Entwicklung des Embryo aus den entstandenen Bildungszellen weicht nach der Organisation der Thiere so sehr ab, dass es unmöglich ist ein gemeinsames Bild zu geben. Die Entwicklung des menschlichen Embryo vergl. in der spec. Physiologie.

Vergleichen wir mit dem Befruchtungs- und ersten Entwicklungsprocess des thierischen Eies die Befruchtung und Entwicklung der Pflanzen, so finden wir bei diesen eine weit grössere Mannigfaltigkeit der geschlechtlichen Fortpflanzungsformen. Den thierischen Geschlechtsproducten am nächsten stehen die Geschlechtsproducte der beblätterten Kryptogamen. In den Antheridien derselben entwickeln sich bewegliche Samenfäden, und auf dem durch Keimung einer Spore erzeugten sogenannten Proembryo (dem ungeschlechtlich entstandenen weiblichen Geschlechtsindividuum im Generationswechsel) entsteht die Eizelle, die durch Berührung mit Samenfäden entwicklungsfähig wird, indem aus der befruchteten Eizelle durch Knospenbildung die neue Pflanze hervorgeht. Viel abweichender ist auf den ersten Blick der Befruchtungsvorgang der phanerogamischen Gewächse. Der warzenförmige Auswuchs des Ovariums, den man hier als Eichen bezeichnet, ist streng genommen selbst erst eine Art Ovarium, ein Gewebe, in welchem sich gegen die Zeit der Geschlechtsreife eine Zelle, der Embryosack, stärker entwickelt. Im Embryosack entstehen dann einige, gewöhnlich drei, Tochterzellen, die so genannten Keimbläschen, von denen nach der Befruchtung eines als

Eizelle fungirt. Das männliche Zeugungsproduct ist das Pollenkorn, gleichfalls eine Zelle. Dies Pollenkorn lässt, wenn es auf die Narbe gelangt ist, einen langen Fortsatz in den Griffelcanal hinabwachsen, bis er mit dem Embyrosack in Berührung tritt, zuweilen auch denselben durchbricht. Nun beginnt in der Eizelle, dem Keimbläschen, die Entwicklung. Dasselbe wächst, indem es gleichzeitig in eine grössere Zahl von Zellen sich theilt und dadurch in einen zelligen Körper, den Vorkeim (Proembryo), übergeht. Aus einer Zelle des Vorkeims erst entsteht dann durch Knospenbildung der eigentliche Embryo. Der Befruchtungsvorgang bei den phanerogamischen Gewächsen ist somit dadurch ausgezeichnet, dass er mit einem eigenthümlichen Wachsthum der männlichen Zeugungsproducte, der Pollenkörner, beginnt. Damit dass es bloss der Fortsatz des Pollenkorns ist, der eigentlich befruchtet, tritt aber doch wieder eine gewisse Analogie mit den übrigen Befruchtungsprocessen ein, wo das Samenkörperchen oder der Samenfaden aus dem Inhalt einer männlichen Keimzelle entsteht. Als eine solche Keimzelle kann man auch das Pollenkorn betrachten, und es besteht dann der Unterschied seiner Entwicklung nur darin, dass es nicht endogen sondern, dem allgemeinen Typus des Pflanzenwachsthums gemäss, durch eine Art von Kospenzeugung das befruchtende Element bildet. Der Bewegung der Samenfäden aber entspricht die Protoplasmabewegung im Innern der Pollenröhre.

C. Hypothesen über die Entstehung der Organismen.

§. 72. Die Urzeugung.

Unter der Urzeugung versteht man die Entstehung von Organismen durch directes Zusammentreten von Bestandtheilen der unbelebten Natur. Während alle bisher betrachteten Zeugungsformen organische Wesen gleicher Art voraussetzen, soll bei der Urzeugung das Einzelwesen unabhängig entstehen. Dass in einer früheren Periode der Geschichte unserer Erde Organismen durch Urzeugung sich gebildet haben, ist unzweifelhaft: bei dem ersten Entstehen von Organismen auf der Erde müssen unfehlbar diese unmittelbar aus unorganischen Stoffen hervorgegangen sein. Die Hypothese der Urzeugung aber nimmt an, dass noch jetzt fortan gewisse niedere Pflanzen- und Thierorganismen auf dieselbe Weise entstehen. Man ist zu dieser Hypothese durch die Beobachtung veranlasst worden, dass solche niedere Organismen häufig sich bilden, ohne dass man die Keime derselben an dem Ort ihrer Entstehung beobachten konnte. Eine sorgfältigere Beobachtung hat jedoch dargethan, dass die Keime niederer Organismen weit leichter sich verbreiten und weit verbreiteter sind, als man früher vermuthet hatte, und in einzelnen Fällen liess sogar direct die Entwicklung der vermeintlich durch Urzeugung entstandenen Organismen aus Keimen sich nachweisen. Insbesondere erklärten die Erscheinungen des Generationswechsels zahlreiche Beobachtungen, die man früher auf Urzeugung bezogen hatte. Es ist daher das Stattfinden einer Urzeugung in der heutigen Schöpfung mindestens als äusserst unwahrscheinlich zu bezeichnen.

Die Annahme der Urzeugung hat sich in neuester Zeit immer auf die Classen der Pilze, Algen, Infusorien und Eingeweidewürmer beschränkt. Für die Classe der Eingeweidewürmer wurde diese Annahme durch die Entdeckung des Generationswechsels direct widerlegt. Man hatte hier namentlich für die geschlechtslosen, verirrten Ammenindividuen der Bandwürmer (Cysticercus, Echinococcus) an der Urzeugungslehre festgehalten. Ein weiterer Gegengrund ergab sich aus der Leichtigkeit, mit welcher die in reichlicher Menge vorkommenden Keime aller dieser Thiere theils durch das Wasser theils durch die Luft sich verbreiten. Dies fällt namentlich für die Infusorien sowie für die Pilze und Algen in Rücksicht. Ehrenberg wies nach, dass im Staub und im Regen Infusorien vorkommen. Dabei haben die niederen Pflanzen und Thiere, sowie ihre Keime eine ausserordentliche Lebenszähigkeit. Sie können vollkommen vertrocknen, und doch durch günstige Einflüsse wieder zum Leben erweckt werden. Namentlich aber kommt dabei noch die ausserordentliche Fruchtbarkeit aller dieser Organismen in Betracht. Ehrenberg hat berechnet, dass eine Vorticelle in vier Tagen nicht weniger als 140 Billionen Nachkommen producirt.

Neuerdings hat man gesucht die Urzeugungslehre auf experimentellem Wege zu begründen oder zu widerlegen. Schwann und Helmholtz wiesen nach, dass eine Infusion, die zur Ertödtung der etwa darin befindlichen Keime gekocht und dann mit zuvor geglühter Luft in Berührung gebracht wird, niemals Infusorien erzeugt, dagegen behauptete später Pouchet, das Kochen der Infusionen zerstöre nicht bloss die Keime der Organismen, sondern es vernichte auch die Fähigkeit der Infusionen Organismen zu erzeugen. Er setzte daher Heu oder andere organische Substanzen trocken einer höheren Temperatur aus und brachte sie dann mit zuvor gekochtem Wasser in Berührung: es traten so stets Pilze und Infusorien in grosser Menge auf. Mit Recht wurde gegen diese Versuche eingewandt, dass sie nur eine Persistenz der Keime in höherer Temperatur wahrscheinlich machen, sobald diese trocken der höheren Temperatur ausgesetzt werden. In der That lässt sich direct beweisen, dass Infusorien und Infusorienkeime in trockener Hitze sich sehr leicht erhalten und nach der Abkühlung bei Einwirkung von Feuchtigkeit wieder aufleben. Wenn man von einer Infusion das Wasser entfernt, die Substanzen dann trocknet und einer Temperatur bis zu 140° C. aussetzt, so erhält man, wenn die nämlichen Substanzen zu einer neuen Infusion verwandt werden, immer dieselben Species von Organismen wieder.

Um die ausserordentliche Verbreitung organischer Keime in der Atmosphäre nachzuweisen, hat Hoffmann einen sehr einfachen Versuch angegeben. Er stellt zwei frisch gekochte Infusionen neben einander, deren eine er mit einem Kork verschliesst, in welchem sich eine gerade Glasröhre befindet, und deren andere er mit einem Kork verschliesst, in welchem sich eine nach unten gebogene Glasröhre befindet. In dem Glas mit der nach oben offenen Röhre entwickeln sich Infusorien, in dem andern nicht. Am schlagendsten wurde endlich diese Verbreitung der Keime durch die sinnreichen Versuche Pasteurs dargethan. Pasteur sammelte die in der Luft verschiedener Orte suspendirten körperlichen Theilchen, indem er die Röhre eines Aspirators mit Schiessbaumwolle verstopfte. Die Schiessbaumwolle löste er dann in Aether und Alkohol auf und mischte davon sorgfältig gekochten Infusionen bei. Pasteur untersuchte auf diese Weise die Luft des Hofes und der Keller der Pariser Sternwarte, die Luft am Montanvert im Jura bis zu 2000 Meter Höhe. Er wies überall noch organische Keime

nach, deren Menge aber in den Kellern weit geringer war als im Hofe und ebenso mit der Höhe beträchtlich abnahm *).

Durch diese Versuche kann die herkömmliche Urzeugungslehre so weit als widerlegt betrachtet werden, als sie überhaupt widerlegbar ist. Dagegen frägt es sich, ob nicht experimentell eine Urzeugung in anderm Sinn, als jene Lehre sie annahm, sich mit der Zeit noch erweisen lässt. Man hat immer sich zersetzende und faulende organische Substanzen für die Stoffe gehalten, aus denen niedere Organismen entstehen müssten. Es ist jetzt genugsam bewiesen, dass solche Stoffe nur günstig sind für die Entwicklung der Keime; es ist aber auch unzweifelhaft, dass bei jener Urzeugung, die wir nothwendig annehmen müssen, und die als Schöpfungsact die organische Welt erst hervorbrachte, die organischen Wesen nicht durch die Zersetzung schon vorhandener Organismen entstehen konnten. Wer mit Aussicht auf Erfolg eine Urzeugung zu Stande bringen wollte, müsste also experimentell jene Bedingungen nachzuahmen suchen, die bei der ersten Urzeugung vorhanden waren. Freilich aber werden dies vermuthlich Bedingungen sein, wie sie heute in der Natur nicht mehr vorkommen.

§. 73. Die Entstehung der Arten.

Die nicht zu umgehende Voraussetzung, dass im Anfang des organischen Lebens unserer Erde Organismen durch Urzeugung entstanden sind, hat offenbar dann am wenigsten Schwierigkeiten, wenn wir annehmen, dass jene durch Urzeugung entstandenen Wesen Organismen der einfachsten Art gewesen seien, und dass erst durch eine allmälige und langdauernde Metamorphose die complicirteren Organismen aus jenen hervorgingen. Diese Annahme, die ohne wissenschaftlichen Werth war, so lange ihr die Beweisgründe fehlten, ist durch Darwin zu einer durch zahlreiche Beobachtungen gestützten Hypothese erhoben worden, durch welche von jenem ersten Urzeugungsact einfachster Wesen an die ganze Mannigfaltigkeit der organischen Schöpfung erklärlich gemacht wird. Die Hypothese nimmt an, dass bei der Fortpflanzung der Organismen von einer Generation zur andern Veränderungen in den Eigenthümlichkeiten der Nachkommen eintreten, die zuerst als Merkmale der Varietät, dann der Rasse und endlich der Art gelten. Aus einer Stammart sollen auf diese Weise mehrere Arten mit divergirenden Merkmalen hervorgehen können. Die Ursache, welche dieses Auseinandertreten in mehrere Arten ursprünglich erzeugt, ist die nachweisbare Eigenschaft der Organismen in ihren Nachkommen abzuändern, d. h. in den Nachkommen individuelle Eigenthümlichkeiten zu erzeugen, welche die Eltern nicht besassen. Diese individuellen Eigenthümlichkeiten aber

*) Pouchet, hétérogénie ou traité de la génération spontanée, Paris 1859. Derselbe, comptes rendus 1860. Pasteur, ebend. und annales des sciences nat. 4, XVI. Leukart, Art. Zeugung und Archiv f. Naturgesch., 1859 (Jahresber. für 1858).

bleiben, so wird angenommen, ständig, werden zu Charakteren der Rasse und Art, indem immer diejenigen Individuen, die durch ihre Eigenthümlichkeiten der Aussenwelt und andern Geschöpfen gegenüber die günstigsten Bedingungen der Fortexistenz in sich tragen, auch die meiste Aussicht haben diese Eigenthümlichkeiten fortzupflanzen und durch Paarung mit Individuen gleicher Beschaffenheit zu erhöhen. Die äussere Natur übt also nach dieser Hypothese eine ähnliche Wirkung auf die Organismen aus, wie dieselbe der Mensch bei der Züchtung absichtlich ausübt. Wie bei der Züchtung durch Paarung von Individuen mit gleichen Merkmalen diese Merkmale allmälig angehäuft und, indem die Züchtung nach verschiedenen Richtungen hin verfolgt wird, mehrere Varietäten und Rassen einer Art erzeugt werden, so sollen durch die ähnliche Wirkung, welche die Bedingungen der Existenz und vor Allem der Wettkampf der verschiedenen Organismen mit einander ausüben, aus einer Stammart im Lauf einer längeren Zeit mehrere Arten entstehen, indem allmälig die Zwischenformen erlöschen. Wegen dieser Analogie mit der künstlichen Züchtung ist jener in der Natur geschehende Process der Artenzeugung als natürliche Züchtung bezeichnet worden.

Die Möglichkeit eines Organismus sich zu erhalten ist nothwendig um so grösser, je leichter es ihm wird, seine Lebensbedürfnisse zu befriedigen, und je mehr er hierin den gleichfalls nach ihrer Erhaltung strebenden andern Geschöpfen gewachsen ist. Desshalb ist es vorzugsweise der Kampf der organischen Wesen um ihr Dasein, welcher die natürliche Züchtung erzeugt. Dieser Kampf muss im Allgemeinen zur Vervollkommnung der Arten führen, denn die vollkommneren Arten werden den unvollkommneren gegenüber immer im Vortheil sein; er muss aber auch zu immer grösserer Divergenz der Arten führen, denn die sich nahe stehenden Geschöpfe, deren Lebensbedingungen identisch sind, werden weit intensiver mit einander um ihr Dasein kämpfen, als sich ferner stehende Geschöpfe, deren Lebensbedingungen sehr verschieden, ja zuweilen entgegengesetzt sind, so dass die einen auf die Existenz der andern angewiesen bleiben, wie dies Verhältniss in grossem Massstab zwischen Pflanzen und Thieren stattfindet. Führt man consequent die Hypothese der natürlichen Züchtung durch, so wird man schliesslich bei Organismen einfachster und deshalb auch wahrscheinlich höchst übereinstimmender Art stehen bleiben, die durch Urzeugung entstanden, und aus denen im Laufe einer unermesslichen Zeit die grosse Menge von Pflanzen- und Thierarten, welche jetzt die Erde bevölkern, durch allmälige und fortschreitende Veränderungen hervorgegangen sind.

Die wichtigsten Thatsachen, welche als Beweisgründe dafür angeführt werden können, dass in der That in der organischen Natur ein Process stattfindet, welcher jenem Process der künstlichen Züchtung, nur in viel vergrössertem Massstabe, entspricht, sind folgende:

1) Viele Arten besitzen Merkmale, die offenbar ihren äusseren Existenzbedingungen angepasst sind.

Blätter fressende Insecten sind insgemein grün, Rinden fressende grau gefärbt, Schneevögel sind weiss, das Birkhuhn besitzt die Farbe der Moorerde, u. s. f. Offenbar sind dies Färbungen, bei welchen die Thiere der Beobachtnng der Feinde, denen sie zur Beute dienen, am leichtesten entgehen. Wahrscheinlich waren die Stammarten von jeder beliebigen Färbung, aber die Individuen von der bestimmten Farbe bekommen wegen ihrer günstigeren Existenzbedingungen das Uebergewicht.

2) Pflanzen von weit ausgedehnten Verbreitungsbezirken bieten auch ungewöhnlich viele Varietäten dar.

Diese Thatsache lässt sich daraus erklären, dass mit der Verschiedenheit der Arten die Existenzbedingungen wechseln.

3) Wesen, welche tiefer auf der Stufenleiter der Natur stehen, sind veränderlicher als die höheren.

Dieses Gesetz ergibt sich einfach aus der Thatsache, dass die niederen Gattungen und Familien des Pflanzen- und Thierreichs eine weit grössere Anzahl von Arten enthalten als die höheren. Offenbar lässt sich dasselbe aus der Hypothese der natürlichen Züchtung leicht erklären, da nach ihr die niederen Organismen solche sind, die noch auf einer früheren Stufe des ganzen Verlaufs der Metamorphosen stehen.

4) Artencharaktere sind veränderlicher als Gattungscharaktere.

Auch dieses Gesetz ergibt sich aus den Thatsachen der botanischen und zoologischen Systematik. Es erklärt sich nach unserer Hypothese, wenn man bedenkt, dass die Arten weit später sich gebildet haben als die Gattungen, dass also die Gattungscharaktere eine viel längere Zeit hatten sich zu fixiren.

5) Theile, die in einigen Arten einer Gattung veränderlich sind, sind auch in andern Arten derselben Gattung veränderlich.

Diese Thatsache, die besonders im Thierreich nachzuweisen ist und schon aus den Eintheilungsgründen des zoologischen Systems in die Augen springt, weist darauf hin, dass eben durch die Abänderung dieser veränderlichen Theile die Verschiedenheit der Arten entstanden ist.

6) Die Varietät einer Art nimmt oft einige von den Charakteren einer verwandten Art an oder kehrt zu einigen von den Merkmalen der Stammesart zurück.

Esel und Pferd zeigen manchmal deutliche Querstreifen wie das Zebra, ohne dass bei ihren Voreltern die gleiche Zeichnung sich nachweisen lässt. Hier bietet die Hypothese die Annahme dar, dass Esel, Pferd und Zebra von einem gemeinsamen Stammvater kommen, der jene Querstreifen besass. Ein Beispiel, an dem sich das Aehnliche innerhalb der Grenzen einer Art unmittelbar erweisen lässt, bieten die Taubenrassen. In sämmtlichen Taubenrassen kommt es vor, dass Individuen die Zeichnung der wilden Felstaube, der Stammmutter aller Taubenrassen, zeigen. Alle diese Erscheinungen erklären sich aus dem durch die Beobachtung nachgewiesenen Gesetz, dass die Nachkommen, oft mit Ueberspringung vieler Generationen, eine Neigung haben die Merkmale ihrer Stammeltern anzunehmen,

sobald man nach unserer Hypothese annimmt, dass die verwandten Arten gemeinsame Stammeltern besessen haben.

Darwin hat darauf hingewiesen, welche grosse Menge von Spielarten und Rassen durch absichtliche, künstliche Züchtung entstehen könne Wenn sämmtliche Taubenrassen aus der wilden Felstaube hervorgegangen sind, so ist in der That nicht einzusehen, warum ein der Züchtung analoger Process in der Natur im Laufe der Zeit nicht Arten und Gattungen entstehen lassen kann. Stets ist das Princip der Züchtung die Häufung individueller Eigenthümlichkeiten durch Paarung von Individuen mit gleichen Eigenthümlichkeiten gewesen, und durch Befolgung dieses Princips leisten z. B. die englischen Taubenzüchter fast das Unglaubliche. Aber unbewusst hat jenes Prinzip der Mensch seit undenklicher Zeit bei seinen Hausthieren befolgt, woraus sich die zahlreichen Spielarten und Rassen der letzteren erklären.

Als ein besonderer Fall natürlicher Züchtung lässt im Thierreich besonders die sexuelle Züchtung sich nachweisen. Ueberall streiten die männlichen Thiere um den Besitz der Weibchen, und im Allgemeinen werden die kräftigsten Thiere, diejenigen, die ihre Stelle in der Natur am besten ausfüllen, am meisten Aussicht haben Nachkommenschaft zu erhalten. Die Vervollkommnung ist also das nothwendige Resultat dieser Züchtung*).

So viele Anhaltspunkte auch die Hypothese der natürlichen Züchtung theils in den Beobachtungen über künstliche Züchtung theils in den Thatsachen der botanischen und zoologischen Systematik findet, so kann dieselbe doch nur dann als sichergestellt betrachtet werden, wenn es nachzuweisen gelingt, dass die geologische Aufeinanderfolge der organischen Wesen in den Schichten unserer Erdrinde eine solche ist, wie sie dem Princip der Abzweigung aus wenigen Stammpaaren und der damit Hand in Hand gehenden allmäligen Vervollkommnung entspricht. Nun lässt zwar in der geologischen Aufeinanderfolge der organischen Wesen eine allmälige Vervollkommnung sich nicht verkennen, aber es sind bis jetzt keine Thatsachen bekannt, welche der Annahme einer Abzweigung aus wenigen Stammpaaren das Wort reden; namentlich ist es bis jetzt noch nicht gelungen irgend welche Zwischenformen zu entdecken, durch welche eine Art allmälig in eine andere sich umgewandelt hätte. In der Geologie findet daher die entgegengesetzte Hypothese, welche annimmt, dass jede Art als solche erschaffen wurde und sich seit ihrer Schöpfung nicht erheblich verändert habe, noch viele Vertreter.

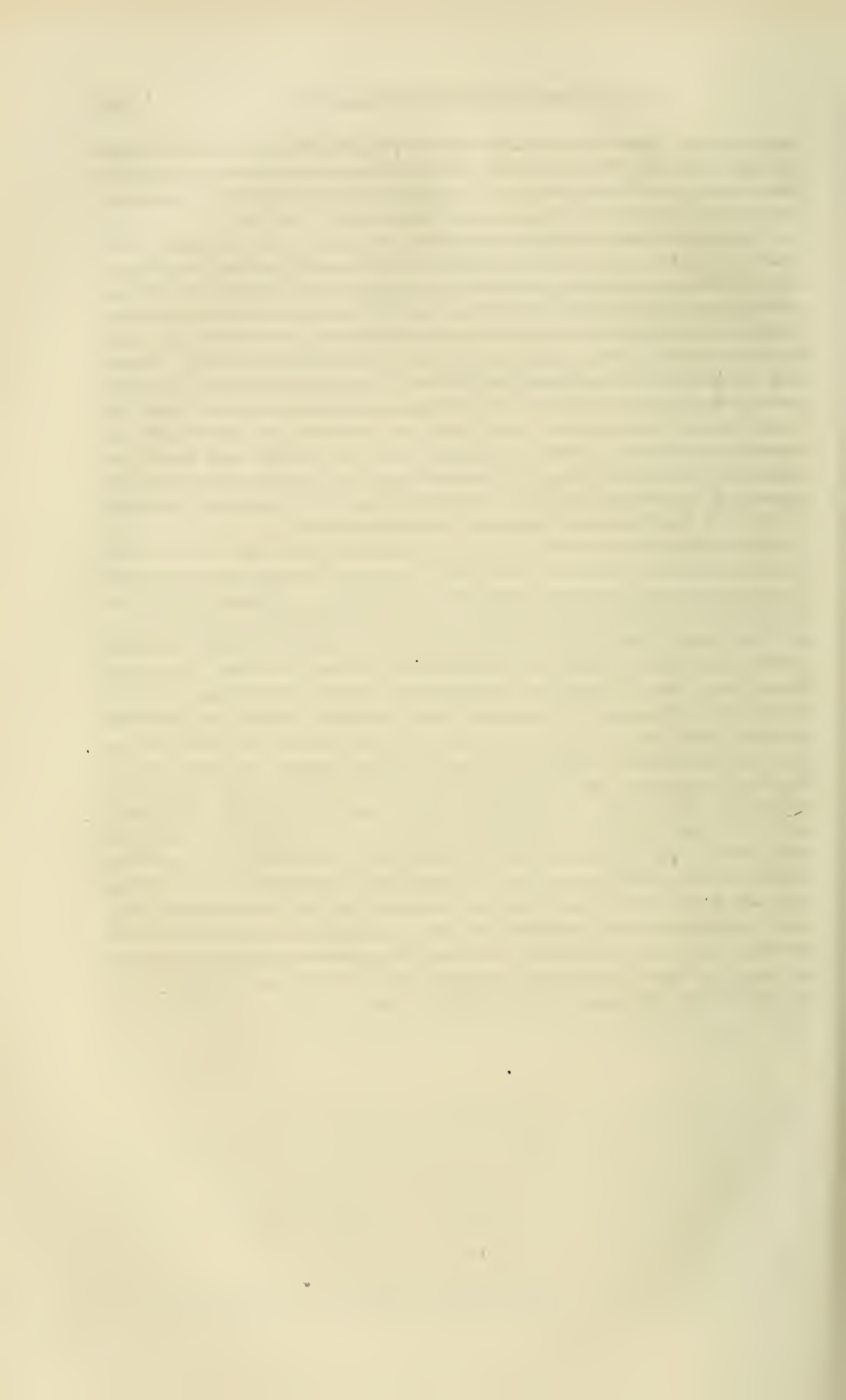
Die Hypothese der natürlichen Züchtung ist eine Verallgemeinerung aus zwei Gesetzen, deren Stattfinden innerhalb engerer Grenzen erwiesen ist, nämlich des Gesetzes der Abänderung und des Gesetzes der Vererbung. Die Abänderung erzeugt ursprünglich die Varietät, die Vererbung bedingt, dass die anfänglich individuellen Merkmale generell und ständig werden. Sobald man jene beiden Gesetze verallgemeinert, so muss man nothwendig die Grenze zwi-

*) Darwin, über die Entstehung der Arten im Thier- und Pflanzenreich. Aus dem Engl. von Bronn. Stuttgart 1860.

schen Varietät, Rasse und Art aufheben und für alle drei in den Abweichungen der Individuen die Wurzel suchen. Existirt aber zwischen den Arten keine Grenze mehr, so ist eine solche ebenso wenig zwischen den höheren Abtheilungen des Systems, die ohnehin künstlich sind, zu statuiren.

Die der Annahme einer Veränderlichkeit der Arten entgegengesetzte Hypothese von der Constanz der Arten stützt sich hauptsächlich auf die Fähigkeit der Fortpflanzung zwischen Individuen derselben Art, während aus der geschlechtlichen Vermischung von Individuen verschiedener Arten entweder keine Nachkommen erzielt werden oder Nachkommen, die selbst unfruchtbar sind. Man ist desshalb auch darüber einig, dass die Bastardzeugung nicht zur Vermehrung der Artenformen beigetragen haben kann. Aber es versteht sich von selber, dass das Merkmal der fruchtbaren Fortpflanzung, das übrigens für die Arten, die unsere Systeme unterscheiden, nicht einmal ein constantes ist, über die Unveränderlichkeit der Arten nichts entscheiden kann, da, sobald man einmal das Princip der Variation zugiebt, in einer sehr langen Zeit sich sehr wohl in den Sprossen einer einzigen Stammart Verschiedenheiten der Organisation ausbilden können, die eine fruchtbare Kreuzung unmöglich machen.

Unter allen gegen die Hypothese der natürlichen Züchtung vorgebrachten Gründen wiegen am schwersten diejenigen, welche der Geologie entnommen sind. Das Gewicht dieser Gründe wird zwar etwas verringert, wenn man erwägt, dass einerseits die Ueberlieferungen, welche die Geologie uns über die untergegangenen Schöpfungen giebt, relativ sehr unvollkommen sind, und dass anderseits gerade die Zwischenformen, die man erwarten müsste, nur eine sehr geringe Dauer gehabt haben können, da die natürliche Züchtung das Streben nach immer grösserer Divergenz der Charaktere in sich schliesst. Immerhin können aber in dieser Angelegenheit die Acten noch nicht als geschlossen betrachtet werden, und das Princip der natürlichen Züchtung ist daher vorerst auch nur als eine Hypothese anzusehen, die viele Thatsachen der zoologischen und botanischen Systematik erklärt, und die das Räthsel der Schöpfung möglichst vereinfacht. Soll der letztere Zweck der Hypothese erreicht werden, so ist es aber natürlich nicht gerechtfertigt die grosse Zahl der existirenden Artenformen auf eine kleine Anzahl sehr verschieden organisirter Stammtypen zurückzuführen, von denen z. B. der Mensch einen besondern bilden könnte, wie dies noch Darwin ohne jeden Grund gethan hat, sondern man wird einfachste Organismen von wenig abweichender Beschaffenheit als die einzigen Stammformen annehmen müssen, aus denen sich durch natürliche Vervollkommnung allmälig auch die höchst zusammengesetzten Organismen hervorgebildet haben.



Specielle Physiologie.

Erster Abschnitt.

Physiologie der Ernährung.

---

§. 74. Uebersicht des Gegenstandes.

Die Ernährung beginnt mit einer Reihe von Processen, durch welche die zum Wiederersatz der Körperbestandtheile tauglichen Stoffe von aussen aufgenommen und in eine Form übergeführt werden, in welcher sie leicht in die Säftemasse des Körpers eingehen können. Den zweiten Act der Ernährungsvorgänge bildet dann die wirkliche Aufnahme jener Verbindungen in das Blut und ihre Verarbeitung zu Blutbestandtheilen. Als dritter Act schliesst sich hieran die Bewegung des Blutes durch die verschiedenen Gewebe, bei welcher das Blut Stoffe abgibt und aufnimmt und in Folge dessen manchfache chemische Veränderungen erleidet, als deren wichtigste die Veränderung durch den Athmungsprocess hervorzuheben ist. Die Athmung besteht gleichzeitig in der Assimilation eines der wichtigsten Nahrungsstoffe und in der Ausscheidung eines der Hauptabsonderungsproducte. Sie bildet daher den Uebergang von dem aufbauenden zu dem zerstörenden Theil der Ernährungsvorgänge. Mit dem letzteren, mit der Ausscheidung der nicht assimilirbaren Stoffe und der zersetzten Körperbestandtheile endet die eigentliche Ernährung. Als ein Product derselben bleibt uns dann zum Schlusse noch die Betrachtung der Wärmebildung im Thierkörper übrig.

Die Physiologie der Ernährung hat daher in naturgemässer Reihenfolge zu behandeln:

1) die Verdauung,
2) die Aufsaugung und Blutbereitung,
3) das Blut und die Blutbewegung,
4) die Athmung,
5) die Absonderungen,
6) die Wärmebildung.

I. Die Verdauung.

§. 75. Uebersicht und Eintheilung.

Die Verdauung besteht in der Aufnahme der zum Unterhalt der Lebensprocesse und zum Ersatz der Gewebe erforderlichen Nahrung in den Verdauungscanal und in ihrer innerhalb des letzteren durch mechanische und chemische Mittel geschehenden Ueberführung in eine sie zur Aufnahme in die Säftemasse geeignet machende Form.

Die Physiologie der Verdauung hat daher zu handeln:

1) von der Nahrung,
2) von der mechanischen Verarbeitung der Nahrung oder vom Mechanismus der Verdauung, und
3) von den chemischen Veränderungen, welche die Nahrung bei der Verdauung erfährt, oder vom Chemismus der Verdauung.

1. Die Nahrung.

§. 76. Nahrungsstoffe.

Unter Nahrungsstoffen versteht man diejenigen chemischen Stoffe, die zur Unterhaltung des Ernährungsprocesses erforderlich sind. Man unterscheidet davon die Nahrungsmittel als diejenigen meist aus einer grösseren Zahl von Nahrungsstoffen zusammengesetzten und oft mit nicht ernährungsfähigen Stoffen gemischten Substanzen, die von den Organismen zur Unterhaltung ihrer Ernährung unmittelbar benützt werden.

Als Nahrungsstoffe können alle diejenigen chemischen Verbindungen und Elemente dienen, welche entweder direct oder nach vorausgegangener chemischer Zersetzung zu Bestandtheilen der Gewebe oder Flüssigkeiten des Körpers werden können, um als solche die zum Bestand des Lebens erforderlichen Functionen zu unterhalten. Als Nahrungsstoffe können daher nur solche Stoffe functioniren, die in ihrer chemischen Beschaffenheit den lebensfähigen Körperbestandtheilen nahe stehen. Die Nahrungsstoffe gehören desshalb im Allgemeinen denselben drei Gruppen organischer Körper an, aus welchen die Gewebe in ihrem frühesten Bildungszustande bestehen, nämlich den Eiweisskörpern, Fetten und Kohlenhydraten, wozu sich als weitere unerlässliche Bestandtheile gewisse unorganische Stoffe gesellen. Die Nahrungsstoffe sind demnach grösstentheils chemische Verbindungen von meistens complicirter Zusammensetzung; die einzige Ausnahme hievon ist der Sauerstoff, der als Element von aussen zugeführt wird, seine Bedeutung als Nahrungsstoff wird uns jedoch erst in der Physiologie der Athmung beschäftigen.

1) Die Eiweisskörper sind für die Ernährung eines jeden thierischen Organismus unerlässlich und durch keine andern Stoffe ersetzbar. Dagegen können die einzelnen Eiweisskörper (Albumin, Fibrin, Caseïn und ihre Modificationen) für einander eintreten, und der Organismus kann desshalb auch diese Nahrungsstoffe ebensowohl den Pflanzen als andern Thieren entnehmen. Ersteres geschieht ausschliesslich von den Pflanzenfressern, letzteres ausschliesslich von den Fleischfressern, während der Mensch mit den übrigen von gemischter Nahrung lebenden Thieren in höherem Grade von der Bezugsquelle der Eiweisskörper unabhängig bleibt.

Unter den nächsten Derivaten der Eiweisskörper ist der Leim als ein Nährstoff von zweifelhaftem Werth zu bezeichnen, da er zwar verdaut, aber wahrscheinlich nur in beschränktem Grade zur Ernährung verwendet werden kann, während die elastische und Hornsubstanz sogar vollkommen unverdaulich sind.

2) Die Fette werden bei weitem zum grössten Theil unmittelbar in der Form aufgenommen, in welcher sie den Thierkörper zusammensetzen, nämlich als Oleïn, Palmitin und Stearin, nur finden sich häufig diese drei Fette in der Nahrung in andern Mengungsverhältnissen als in den Fetten des Thierkörpers; ausserdem aber können auch andere Fette, wie die eigenthümlichen Fette der Butter (Butyrin, Caprin und Capron), die eigenthümlichen Fette mancher Pflanzen als Nahrungsstoffe verwendet werden.

3) Unter den Kohlenhydraten können nur die Stärke, das Dextrin und der Zucker in seinen verschiedenen Arten als eigentliche Nährstoffe gelten. Das Gummi ist höchst wahrscheinlich gar nicht, die Cellulose höchstens in sehr beschränktem Grade und vielleicht nur bei den Pflanzenfressern für die Ernährung verwendbar. Da die sämmtlichen der Ernährung dienenden Kohlenhydrate, grösstentheils noch innerhalb der Verdauungswege, in Traubenzucker übergehen, so ist eigentlich nur diese letztere Zuckerart das direct ernährende Kohlenhydrat.

4) Unter den unorganischen Stoffen ist das Wasser derjenige, dessen der Thierkörper in der grössten Menge bedarf, und den er theils mit den festen Nahrungsstoffen verbunden, theils in flüssiger Form, als Getränk, zu sich nimmt. Ebenso ist eine Anzahl von unorganischen Salzen unter die wesentlichen Nahrungsstoffe zu rechnen. Hierher gehören namentlich die Chloralkalien, die phosphorsauren Alkalien und alkalischen Erden, in geringerer Menge kohlensaure Alkalien und Erden, Eisenverbindungen, sowie Kieselerde und Fluorcalcium.

Von Liebig wurde die Ansicht ausgesprochen, dass den stickstoffhaltigen Nahrungsstoffen (den Eiweisskörpern) ein ganz anderer Zweck in dem Ernährungsprocess zukomme als den stickstofffreien organischen Nahrungsstoffen (den Fetten und Kohlenhydraten). Die Verschiedenheit dieser Zwecke deutete Liebig durch die Bezeichnung der ersteren als plastische, der zweiten als respira-

torische Nahrungsstoffe an. Wir haben in der allgemeinen Physiologie bereits die Unhaltbarkeit dieser Ansicht dargethan. Vergl. §. 63.

§. 77. Nahrungsmittel.

Als Nahrungsmittel kann man jede Substanz bezeichnen, die Nahrungsstoffe enthält. Ein Nahrungsmittel ist um so vollkommener, je weniger in ihm nicht ernährungsfähige Stoffe den Nahrungsstoffen beigemengt sind, und je näher das Mengenverhältniss der letzteren dem Nahrungsbedürfniss des Organismus entspricht. Von einem vollkommenen Nahrungsmittel verlangen wir daher, dass es aus Albuminaten, Fetten, Kohlenhydraten, Salzen und Wasser besteht, und dass sein Gehalt an diesen Bestandtheilen zur Ernährung des Organismus genügt. Es giebt namentlich zwei Nahrungsmittel, bei welchen diese Forderung streng realisirt ist, und welche in der That bei bestimmten Organismen eine Zeit lang die Function ausschliesslicher Nahrungsmittel besitzen: der Nahrungsdotter des Eies und die Milch.

In der Milch, die sonach als Repräsentant eines vollkommenen Nahrungsmittels für den Säugethierorganismus gelten kann, ist das Verhältniss der stickstoffhaltigen zu den stickstofffreien Nahrungsstoffen ungefähr = 1 : 4. Je mehr sich in einem Nahrungsmittel dieses selbe Verhältniss herausstellt, um so mehr nähert es sich einem vollkommenen Nahrungsmittel. Doch weichen fast alle sonstigen Nahrungsmittel, die wir geniessen, von jenem Verhältniss mehr oder weniger ab, indem in den Fleischsorten die stickstoffhaltigen Stoffe, in der vegetabilischen Nahrung die stickstofffreien Stoffe zu überwiegen pflegen. Wir verwenden daher zu unserer Ernährung Nahrungsmittel von beiderlei Art, und zwar geniessen wir dieselben instinctiv in solchen Mengeverhältnissen, dass die Zusammensetzung der Gesammtnahrung in ihrem relativen Gehalt an stickstoffhaltigen und stickstofffreien Nahrungsstoffen ungefähr der Zusammensetzung der Milch entspricht.

Wir geben im Folgenden die aus mehreren Analysen berechneten Mittelzahlen für die Zusammensetzung des Hühnereies und der Säugethiermilch.

	Hühnerei.	Milch.	
Wasser	73.5	86,1	Proc.
Albuminate	19,4	3,9	„
Fett	11,6	4,9	„
Zucker	—	4,3	„
Extractivstoffe	0,3	—	„
Salze	1,0	0,5	„

Ein Beispiel der Zusammensetzung für die beiden Hauptrepräsentanten der Nahrungsmittel des Erwachsenen mag man aus folgender Zusammenstellung einer Analyse des Ochsenfleisches von Berzelius und der Mittelzahlen für den Procentgehalt unserer verschiedenen Getreidemehlarten nach Payen entnehmen.

Ochsenfleisch.		
Wasser	77,17	Proc.
Muskelfaser (Syntonin)	15,80	„
Leimgebendes Gewebe	1,90	„
Eiweiss	2,20	„
Extractivstoffe u. Salze	2,93	„

Getreidemehl.		
Wasser	15,00	Proc.
Stickstoffhaltige Substanzen	13,25	„
Stärkmehl	60,68	„
Dextrin und Zucker	5,48	„
Pflanzenfaser	2,66	„
Fettstoffe	1,68	„
Salze	1,25	„

Liebig hat aus einer grossen Zahl von Analysen eine Tabelle über das Verhältniss der stickstoffhaltigen zu den stickstofffreien Bestandtheilen in den verschiedenen Nahrungsmitteln zusammengestellt, aus der wir das Wichtigste hervorheben.

Verhältniss der stickstoffhaltigen zu den stickstofffreien Nahrungsstoffen.

Kuhmilch	1 : 3
Frauenmilch	1 : 4
Linsen und Erbsen	1 : 2
Hasenfleisch	1 : 2
Ochsenfleisch	1 : 1,7
Schweinefleisch	1 : 3
Kalbfleisch	1 : 1
Waizenmehl	1 : 4,6
Hafermehl	1 : 5
Roggenm. u. Gerste	1 : 5,7
Kartoffeln	1 : 10
Reis	1 : 12

Liebig hat ferner durch Vergleichung der Einnahmen und Ausgaben das Verhältniss der in der assimilirten Nahrung enthaltenen Menge stickstoffhaltiger und stickstofffreier Bestandtheile zu ermitteln gesucht und dasselbe = 4,7 gefunden. Moleschott stellt eine Reihe von Beobachtungen zusammen, in welchen der Gehalt der Nahrung an stickstoffhaltigen und stickstofffreien Nährstoffen direct bestimmt worden ist; es ergiebt sich aus denselben im Mittel das Verhältniss 1 : 3,8, was mit der von Liebig erhaltenen Zahl nahe genug übereinstimmt. Hieraus folgt also, dass der Mensch durch seinen Instinct die Nahrungsmittel möglichst in dem Verhältnisse geniesst, wie sie assimilirt werden, und wie sie in dem vollkommensten Nahrungsmittel, der Milch, enthalten sind. So erklärt es sich auch, dass wir stets geneigt sind, bestimmte sich ergänzende Speisen zusammen zu geniessen, wie z. B Speck und Erbsen, Kartoffeln und Ochsenfleisch. Bis zu einem gewissen Grade können wahrscheinlich auch die geistigen Getränke die Stelle eines stickstofffreien Nährmittels einnehmen. *)

Die sogenannten Genussmittel, wie die Gewürze, der Kaffee und der Thee, nehmen an der Ernährung keinerlei directen Antheil. Dagegen können sie indirect, durch Erleichterung des Verdauungsgeschäftes, eine Wirkung ausüben. So wirken namentlich die Gewürze absonderungerregend auf die Magen- und Darmschleimhaut. Dagegen verdanken Kaffee und Thee, ähnlich wie die geisti-

*) Moleschott, Physiologie der Nahrungsmittel, 2. Auflage. Giessen 1859. Liebig, chemische Briefe, 4. Aufl. Bd. 2.

gen Getränke und die Narcotica, ihre Anwendung lediglich der Wirkung auf das Nervensystem. *)

§. 78. Das Nahrungsbedürfniss.

Der Bedarf des Menschen an Nahrung wechselt theils nach der individuellen Eigenthümlichkeit, theils nach Klima und Jahreszeit. Das Mittelmass der täglichen Nahrungsmenge für einen erwachsenen arbeitenden Mann lässt sich nach Moleschott auf 3448 Gramme setzen, die sich auf die einzelnen Nahrungsstoffe folgendermassen vertheilen:

Albuminate . . .	130	Gramme
Fett	84	„
Fettbildner . . .	404	„
Salze	30	„
Wasser	2800	„

Die hier gegebenen Mittelzahlen sind von Moleschott aus mehreren Versuchsreihen verschiedener Beobachter berechnet. Natürlich kann das tägliche Nahrungsmass namentlich bei Beschränkung oder gänzlicher Einstellung der Arbeit beträchtlich unter die obigen Zahlen sinken. So ist nach den Beobachtungen Playfairs bei englischen Gefangenen der mittlere Verbrauch an Albuminaten = 60 Grm., der Verbrauch an stickstofffreien Stoffen = 430 Grm. Hieraus ergiebt sich, dass eine Beschränkung der Nahrungszufuhr in höherem Grade die stickstoffhaltigen als die stickstofffreien Nahrungsstoffe treffen darf. Da nach andern Erfahrungen das Nämliche auch für arbeitende Menschen zu gelten scheint, so ist es nicht gerechtfertigt in jener Thatsache eine Bestätigung der Ansicht, welche die Muskelarbeit aus der stickstoffhaltigen Nahrung herleitet, zu finden. Dagegen entspricht diese Möglichkeit die Zufuhr an Albuminaten zu beschränken vollkommen ihrer Rolle als Gährungserreger, sowie der Thatsache, dass eine Veränderung im Kraftverbrauch des Organismus wesentlich nur die Ausscheidung der stickstofffreien Zersetzungsproducte verändert.

Das Nahrungsbedürfniss giebt sich in eigenthümlichen Empfindungen kund, die wir als Hunger und als Durst bezeichnen.

Die Empfindung des Hungers hat ihren Sitz im Magen, bei höheren Graden auch im Dünn- und Dickdarm und scheint von einer Erregung der sensibeln Nerven dieser Theile bedingt zu sein. Die Stillung des Hungers geschieht meistens sogleich mit der Anfüllung des Magens. Wo aber der Uebertritt der Speisen in den Dünndarm (durch Verengerungen des Pylorus) gehemmt ist, da kann das Hungergefühl auch nur theilweise gestillt werden. Dieselbe Wirkung wie durch die Anfüllung mit Speisen kann zuweilen durch Narcotica (Opium, Tabak) oder durch die Aufnahme gänzlich unverdaulicher Massen (die erdessenden Otomaken) erzielt werden. Ebenso schwindet der Hunger häufig wieder, wenn die

*) Rochleder, Genussmittel und Gewürze, Wien 1852. Voit, über den Einfluss des Kochsalzes, des Kaffees und der Muskelbewegungen auf den Stoffwechsel, München 1860.

gewohnte Stunde des Essens vorüber gegangen ist. In allen diesen Fällen stellt aber der Hunger nach einiger Zeit gewöhnlich in verstärktem Grade sich ein. Dagegen ist derselbe oft auf längere Zeit gänzlich unterbrochen bei Erkrankungen, namentlich bei abnormer Secretion der Magen- und Darmschleimhaut. Nach diesen Thatsachen müssen wir als den Ort, von welchem aus hauptsächlich das Hungergefühl erregt und auch wieder gestillt wird, die peripherische Ausbreitung der sensibeln Magen- und Darmnerven, insbesondere der beiden Lungenmagennerven betrachten. Dagegen scheint es, dass auch Veränderungen, welche das centrale Ende dieser Nerven treffen, das Hungergefühl bald anregen bald stillen können. Hierauf deutet sowohl der Einfluss psychischer Momente als auch der Umstand, dass durch Anfüllung des Magens mit unverdaulichen Massen das Hungergefühl zwar auf einige Zeit betäubt aber nicht dauernd befriedigt werden kann. Letzteres lässt sich nur erklären, wenn man annimmt, dass die mangelhafte Ernährung jener Centralpunkte der Magen- und Darmnerven eine Empfindung in denselben erregt, die peripherisch localisirt wird.

Nur wenn man voraussetzt, dass psychische Momente und Einwirkungen auf die centralen Enden der nervi vagi für die Hungerempfindung mitbestimmend sind, erklären sich die Resultate, die man nach Durchschneidung der nervi vagi erhalten hat. Brachet, Sédillot u. A. fanden, dass Hunde mit durchschnittenen Lungenmagennerven nach wie vor Nahrung zu sich nehmen, und Longet vervollständigte diese Beobachtungen, indem er zeigte, dass gleichzeitige Durchschneidung der Geschmacksnerven nichts an diesem Resultat ändert *). Wären nun bloss peripherische Erregungen bestimmend für das Hungergefühl, so müsste dieses offenbar nach der Durchschneidung auf immer verschwinden. Ebenso wenig ist es jedoch gerechtfertigt den Hunger als ein Gefühl des Ernährungsmangels zu betrachten, das in allen Empfindungsnerven seinen Sitz habe. Der Umstand, dass jenes Gefühl immer im Magen und Darm sich peripherisch localisirt, deutet vielmehr bestimmt an, dass dasselbe allein im Bereich der hierzu gehörigen Empfindungsnerven entspringen kann.

Der Durst ist eine rein locale Empfindung der hinteren Schlundwand, welche in der Eintrocknung der Schleimhaut, beziehungsweise der dieselbe versorgenden sensibeln Nerven (vagus, trigeminus, glossopharyngeus) ihren Grund hat. Diese Wasserentziehung kann entweder örtlich bedingt sein (durch Entzündung, durch einen trockenen Luftstrom), oder sie kann von einer ungenügenden Wasserzufuhr zum Blute herrühren. Der Durst tritt daher vorzugsweise ein bei einem relativen Wassermangel der Nahrung, d. h. bei einer Nahrung, die im Verhältniss zu den festen Bestandtheilen, namentlich zu den Salzen, nicht die genügende Quantität Wasser enthält. Unmittelbar, aber nur vorübergehend gestillt wird das Durstgefühl durch Befeuchtung der Rachenschleimhaut;

*) Longet, Anatomie und Physiologie des Nervensystems, übersetzt von Hein, Bd. 2.

dauernd gestillt wird dasselbe nur durch genügende Wasserzufuhr zum Blute, sei es dass dieselbe vom Magen und Darm aus oder durch directe Einspritzung in die Venen geschieht.

Hunde, denen man beiderseits den Glossopharyngeus und den Halstheil des Vagus durchschnitten hatte, fuhren nach der Operation fort Wasser zu saufen. Diese Versuche sind jedoch nicht beweisend, weil vom Vagus hoch oben Nervenfäden zum Schlundkopf abgehen, und weil dieser ausserdem theilweise vom Trigeminus Fäden empfängt.

2. Der Mechanismus der Verdauung.

§. 79. Verarbeitung der Speisen in der Mundhöhle.

Die mechanische Verarbeitung der Nahrung geschieht hauptsächlich in der Mundhöhle, wo sie die Vorbereitung des ganzen Verdauungsgeschäftes bildet. Der Bissen wird zunächst von den meisselförmigen Schneidezähnen und von den Eck- oder Reisszähnen ergriffen, welche die erste Zertheilung desselben zu Stande bringen. Durch die Zunge wird dann der Bissen unter die Backzähne der einen Seite geschoben, um hier durch die Bewegungen des Unterkiefers am Oberkiefer vollends auf das feinste zertheilt zu werden. Unterstützt wird diese mechanische Verarbeitung durch den Erguss des Speichels, der in Folge des Reizes, den die Zerkauung des Bissens auf die Mundhöhlenschleimhaut ausübt, in reichlicher Menge aus den Speichel- und Schleimdrüsen der Mundhöhle ergossen wird und den Bissen durchfeuchtet.

Den wichtigsten Antheil an der Verarbeitung des Bissens in der Mundhöhle haben die Unterkieferbewegungen und die Zungenbewegungen. Der Unterkiefer kann theils nach unten und oben theils in horizontaler Richtung bewegt werden. Durch die erstere Bewegung werden die beiden Zahnreihen abwechselnd von einander entfernt und gegen einander gepresst, bei der letzteren Bewegung reiben sich die beiden Zahnreihen an einander. Die Bewegung nach unten wird durch eine weit schwächere Muskulatur vermittelt als die Bewegung nach oben, diese geschieht daher mit bedeutenderem Kraftaufwand, während bei jener der Unterkiefer mehr passiv herabfällt. Die allseitige Bewegung des Unterkiefers wird durch die eigenthümliche Beschaffenheit seines Gelenkes ermöglicht. Dieses wird nämlich dadurch gebildet, dass die Gelenkrolle des Unterkiefers nicht in einer Gelenkpfanne, sondern auf einer zweiten Gelenkrolle (dem tuberculum articulare) sich bewegt. Beide Gelenkrollen haben eine Bandscheibe zwischen sich, die für eine jede eine Art Gelenkpfanne bildet und dadurch das ganze Gelenk eigentlich in zwei Gelenke trennt. Bei der Oeffnung des Mundes geschieht eine Bewegung nach vorn um die Axe des oberen Gelenks und eine Bewegung nach hinten um die Axe des untern Gelenks, d. h. die Bandscheibe dreht sich auf dem tuberculum articulare nach vorn, und der Ge-

lenkkopf des Unterkiefers dreht sich auf der untern Pfanne der Bandscheibe nach hinten. Bei der Schliessung des Mundes haben beide Bewegungen die entgegengesetzte Richtung. Die Drehung im obern Gelenk bewirkt, dass bei jeder Oeffnung des Mundes zugleich der Kiefer nach vorwärts rückt, wodurch beim nachherigen Schliessen des Mundes die Zahnreihen unmittelbar mit ihren schneidenden Kanten auf einander treffen können, während sonst die untere Zahnreihe gegen die obere zurückstehen würde; ausserdem werden durch jenes Vorwärtsrücken des Kiefers die zwischen Kiefer und Wirbelsäule liegenden Weichtheile vor der Zusammenpressung geschützt. Die Bewegung nach vorn bleibt allein übrig, wenn die Drehungen in beiden Gelenken gleich gross sind und daher gegenseitig sich aufheben; ist der Unterkiefer nach vorn bewegt, so kann er dann auch in weiterem Umfang seitlich verschoben werden.

Die Bewegung des Unterkiefers nach unten geschieht durch den Geniohyoideus, Mylohyoideus und den vordern Bauch des Digastricus, also durch lauter Muskeln, die vom Zungenbein entspringen, es wird daher gleichzeitig bei jenen Bewegungen das Zungenbein durch die sich an ihm inserirenden Muskeln (Omo-, Sterno- und Thyreohyoideus) nach unten fixirt. Die Bewegung des Unterkiefers nach oben geschieht durch den Masseter, Temporalis und Pterygoideus internus, die Bewegung nach vorn durch die beiden Pterygoidei, endlich die seitliche Bewegung durch den Pterygoideus externus der entsprechenden Seite. Man hielt früher das Kiefergelenk für ein einziges Charnier, dessen Gelenkgrube hinter dem tuberc. articulare gelegen sei. Erst W. Henke hat den wahren Mechanismus dieses Gelenkes dargethan*).

Der Unterkiefer wird in dem Kaugeschäft wesentlich durch die Bewegungen der Zunge unterstützt. Die Zunge kann als Ganzes durch die Muskeln, welche sie mit dem Zungenbein, dem Unterkiefer und dem Schläfenbein verbinden, nach allen Richtungen bewegt werden, ausserdem aber kann sie durch die in ihrer Substanz liegenden Längs- und Quermuskeln auf die mannigfachste Weise ihre Gestalt verändern. Die Zunge schiebt den in die Mundhöhle gelangten Bissen zwischen die Zahnreihen und verhindert durch ihr Anpressen sein Zurückfallen in die Mundhöhle. Die Zunge functionirt hierbei ebensowohl als Bewegungs- wie als Tastorgan. Als letzteres prüft sie die Beschaffenheit des Bissens, um ihn, sobald er genügend zerkaut ist, zum Schlingen in die Mundhöhle zuzulassen. Beim Einsaugen von Flüssigkeiten legt sich die Zunge zwischen die vorderen Gaumenbögen und schliesst dadurch die Luft der Rachen- und Nasenhöhle ab.

Die Bewegung der Zunge nach unten und vorn wird durch den Hyoglossus und Genioglossus, die Bewegung nach oben und hinten durch den Styloglossus vermittelt. Diese Bewegungen geschehen zugleich seitlich, sobald nur der Muskel der einen Seite wirkt. Die Gestaltänderungen der Zunge sind vorzüglich von

*) Henke, Zeitschr. f. rat. Med., 3. R., Bd. 8. Vergl. auch Langer, Wiener Sitzungsberichte, Bd. 39.

dem in ihrer eigenen Substanz liegenden Longitudinalis und Transversus linguae abhängig. Gleichzeitige Contraction der Längs- und Querfasern macht die Zunge hart und dick, bei blosser Contraction der Querfasern verlängert sie sich, bei blosser Contraction der Längsfasern verkürzt sie sich und wird breiter. Wenn bloss die obern Querfasern sich verkürzen, so wird der Zungenrücken hohl, wenn die untern sich verkürzen, so wird er gewölbt. Wenn bloss die obern Längsfasern sich verkürzen, so wird die Zungenspitze gehoben, wenn die untern sich verkürzen, so wird sie gesenkt.

§. 80. Mechanismus des Schluckens.

Der zerkleinerte Bissen sammelt sich auf dem ausgehöhlten Zungenrücken. Indem die Zunge mit ihrem vordern Theil, namentlich mit ihrer Spitze an den harten Gaumen andrückt, wird dann der Bissen zwischen die Bögen des weichen Gaumens geschoben. Nun schliessen sich alsbald die beiden Schenkel des vordern Gaumenbogens an einander an und verhindern dadurch die Rückkehr des Bissens in die Mundhöhle. Ebenso nähern sich die Schenkel des hintern Gaumenbogens, indem sie in ihrem oberen Theil das Zäpfchen zwischen sich fassen. Zugleich wird durch die Heber des Gaumens das ganze Gaumensegel nach oben gezogen, so dass es horizontal ausgespannt sich nach hinten bis an die Schlundkopfwand erstreckt und den Zugang zur Nasenhöhle vollkommen abschliesst. Sodann nähert sich der Kehlkopf dem Zungenbein und wird mit dem Zungenbein nach vorn und oben gegen den Unterkiefer hin gezogen. Dadurch wird die am Zungenbein befestigte Zungenwurzel etwas umgebogen, sie drückt in Folge dessen auf den Kehldeckel, und dieser verschliesst nun den Eingang zur Stimmritze. Sobald der Bissen über die Zungenwurzel gleitet, wird der Schlundkopf gehoben, die Schlundschnürer contrahiren sich, und es wird durch die sich hieran schliessende peristaltische Zusammenziehung der Speiseröhre der Bissen in den Magen gefördert.

Der grösste Theil der Schluckbewegungen ist dem Willen entzogen. Nur der Anfang derselben geschieht willkürlich. Ist aber einmal der Bissen durch die Contraction des vordern Gaumenbogens von der Mundhöhle abgeschlossen, so kann der Eintritt der weiter folgenden Bewegungen nicht durch den Willen aufgehalten werden.

Man kann den ganzen Mechanismus des Schluckens in drei Acte trennen. Im ersten Act gelangt der Bissen bis hinter den vordern Gaumenbogen. Im zweiten Act tritt er durch den Schlund in den Anfang des Oesophagus. Im dritten Act gelangt er durch den Oesophagus in den Magen. Es umfasst also der erste Act den Aufenthalt des Bissens in der Mundhöhle, der zweite Act seinen Aufenthalt im Schlund und der dritte Act seinen Aufenthalt in der Speiseröhre. Im ersten Act ist ausschliesslich die Muskulatur der Zunge, im dritten die Muskulatur des Oesophagus wirksam. Dagegen ist im zweiten Act die Muskelwirkung eine sehr zusammengesetzte. Durch die Glossopalatini werden die vordern, durch die Pharyngopalatini die hintern Gaumenbögen geschlossen, durch den

Levator und den Circumflexus palati wird das Gaumensegel nach oben befestigt. Durch den vordern Bauch des Digastricus, den Genio- und Mylohyoideus wird, während der Unterkiefer durch die Contraction der Kaumuskeln fixirt ist, das Zungenbein nebst dem Kehlkopf nach oben gezogen, durch den Hyothyreoideus wird noch weiter der Kehlkopf dem Zungenbein genähert. Stylo- und Salpingopharyngeus heben den Schlundkopf nach oben, und die Constrictores pharyngis endlich fördern den Bissen in den Anfang der Speiseröhre.

Eine genauere Einsicht in den Mechanismus des Schluckens hat zuerst Dzondi, vorzüglich gestützt auf die anatomische Zergliederung der Theile, gegeben. In einzelnen Fällen ist es dann möglich geworden, die von Dzondi gelieferte Beschreibung durch die Beobachtung an Menschen, denen Theile der Nase, des Oberkiefers oder der seitlichen Bedeckungen des Halses fehlten, zu bestätigen (Bidder, Kobelt). Die Thatsache, dass der zweite und dritte Schluckact vollkommen unwillkürlich erfolgen, erklärt sich, wenn man mit Ludwig und Wild annimmt, jene Acte beständen in Reflexbewegungen, die durch den Reiz des Bissens auf die Schleimhauttheile hervorgerufen werden. Ludwig und Wild haben diese Annahme durch den Versuch bestätigt, indem sie an bewusstlos gemachten Thieren durch Reizung des Gaumensegels oder der Pharynxwand Schluckbewegungen beobachteten *).

§. 81. Bewegungen des Magens.

Der Magen, der im leeren Zustand seine grosse Krümmung nach unten kehrt, dreht sich, wenn er angefüllt wird, indem sich die grosse Krümmung nach vorn, die kleine nach hinten wendet. Diese Bewegung ist von keiner Muskelwirkung, sondern allein von der Anfüllung des Magens abhängig, und sie kann daher auch in der Leiche erzeugt werden. Die Anfüllung übt aber weiterhin auch auf die Muskelschichten des Magens eine Wirkung aus, die erstens in dem festen Anschliessen der Magenwände um den Mageninhalt, zweitens in regelmässigen, von der Cardia gegen den Pförtner fortschreitenden Bewegungen und drittens in der Verengerung des Pylorus und der ihm angrenzenden Theile der Magenhöhle sich äussert. Die fortschreitenden Bewegungen, die von der Cardia bis gegen den Pförtner verlaufen, sind, wie es scheint, am stärksten längs der grossen Curvatur. Die Speisen, die in den Blindsack des Magens herabgefallen sind, bewegen sich daher zuerst längs der grossen Curvatur gegen den Magenpförtner. So lange die Speisen noch wenig verflüssigt sind, veranlasst der Reiz, den sie beim Andringen an den Pförtner ausüben, reflectorisch die Contraction der hier angehäuften Kreismuskelfasern (des sphincter pylori), und der Bissen kehrt daher längs der kleinen Curvatur wieder gegen die Cardia zurück. So machen also die Speisen innerhalb des Magens eine Art von Kreisbewegung, bis sie durch den Pförtner in den Zwölffingerdarm gelangen. Je länger

*) Dzondi, die Functionen des weichen Gaumens. Halle 1831. Wild, Zeitschr. f. rat. Med., Bd. 5.

der Magen angefüllt ist, um so mehr erschlafft der Pylorus, so dass zuletzt auch die festen und unlöslichen Theile des Mageninhalts durch ihn hindurchtreten. Man bezeichnet am Magen, wie auch an den Därmen, die von oben nach unten fortschreitenden Bewegungen als peristaltische, die in umgekehrter Richtung verlaufenden als antiperistaltische Bewegungen. Die eigenthümliche Circulation der Speisen in der Magenhöhle wird vermittelt theils durch die peristaltische Bewegung, die von der Cardia gegen den Pförtner verläuft, theils durch die Einschnürung des Pförtners, welche sich in antiperistaltischer Form über die rechte Magenhälfte fortpflanzt. Ob diese sämmtlichen Bewegungen von einer reflectorisch angeregten Innervation des nervus vagus oder der sympathischen Nervenfäden (des Splanchnicus und des gangliösen Geflechts in der Bindegewebsschichte) oder von beiden zugleich abhängig sind, ist unentschieden; nach den bisherigen Untersuchungen muss sowohl dem Vagus als dem Sympathicus ein directer Bewegungseinfluss zugeschrieben werden.

Dass die Speisen in der oben angegebenen Weise gegen den Pylorus hin und von dem Pylorus zurück circuliren, hat Beaumont bei einem Menschen mit einer Magenfistel an den Bewegungen beobachtet, die einem in die Magenhöhle gehaltenen Stäbchen mitgetheilt wurden. Die Art und Weise der Bewegungen des Magens ist noch nicht genügend aufgeklärt. Magendie und neuerdings Schiff haben angegeben, dass neben der peristaltischen eine antiperistaltische Bewegung vorkomme, die sich übrigens nach dem Letzteren nur über die rechte Magenhälfte erstreckt. In der That scheint auch allein hierdurch die von Beaumont beobachtete Circulation der Speisen erklärt werden zu können. Doch sind gegen diese wie auch gegen die Annahme einer Antiperistaltik Zweifel erhoben worden, und hat man hinsichtlich der letzteren namentlich eingewandt, dass die nach Eröffnung der Bauchhöhle am Magen sichtbaren Bewegungen keinen sicheren Schluss auf die normalen Bewegungen während des Lebens erlauben *).

Reizung des Lungenmagennerven am Halse hat nicht immer einen entschiedenen Einfluss auf die Magenbewegungen. Doch sieht man häufig Magen und Duodenum bei Reizung des peripherischen Stumpfes vom durchschnittenen Vagus in Bewegung kommen. Ebenso beobachteten Nasse und Ravitsch, dass nach beiderseitiger Vagusdurchschneidung beim Hunde der Uebertritt der Speisen in den Darm gehemmt war. Dagegen erhielt Schiff auch Magenbewegungen vom Sympathicus aus und sah bei Hunden mit Darmfisteln noch nach der Vagusdurchschneidung Uebertritt von Speisen in den Dünndarm **).

§. 82. Bewegungen der Därme.

Die Bewegungen der dünnen Därme bestehen in regelmässig von oben nach unten fortschreitenden Contractionen, die mit dem Eintritt

*) Beaumont, experiments and observations on the gastric juice. Boston 1834. Schiff, Archiv der Heilkunde, Bd. 2. Donders, Physiologie, Bd. 1.

**) Longet, Anatomie und Physiologie des Nervensystems, übers. von Hein, Bd. 2. Wolf, de functionibus nervi vagi, Dissert. Berolin. 1856. Nasse,

der in dem Magen veränderten Speisen in den Dünndarm, 4—6 Stunden nach der Mahlzeit, beginnen. Bei dem Eröffnen der Bauchhöhle werden die Bewegungen bedeutend stärker und zugleich, wie es scheint, unregelmässiger. Ob auch antiperistaltische Bewegungen vorkommen, ist noch zweifelhaft. Neben dieser Bewegung, die in der Form einer ringförmigen Einschnürung von oben nach unten fortschreitet, und durch die bloss der Darminhalt weiter gefördert wird, zeigt der Dünndarm noch eine Bewegung seiner einzelnen Abschnitte gegen einander, wodurch die Lage der Darmwindungen sich manchfach verändert. Die erstgenannte Bewegung wird durch die Kreismuskelfasern des Darmrohrs, die letztgenannte Bewegung durch die Längsmuskelfasern desselben bewirkt. Die Bewegungen des Darms sind von dem nervus vagus und von den nervi splanchnici abhängig. Der Vagus ist Bewegungsnerv des Dünndarms, doch lässt sich durch Erregung des Vagus meistens nur der Darm getödteter Thiere, selten der Darm lebender Thiere in Bewegung versetzen (vielleicht weil bei lebenden Thieren fortwährend eine schwache Erregung des hemmenden nerv. splanchnicus vorhanden ist). Der Splanchnicus ist nach Pflüger's Entdeckung ein Hemmungsnerv: seine Reizung bringt die nach Eröffnung der Bauchhöhle eintretenden Bewegungen zum Stillstand, und während dieser Ruhe bleibt Reizung des Vagus wirkungslos.

Dass die Bewegungen der dünnen Därme nach Eröffnung der Bauchhöhle weit energischer werden, als sie im unverletzten Thier sind, kann man unmittelbar beobachten, da man dieselben vom Moment der Eröffnung an allmälig sich steigern sieht; auch hat sich dies in Fällen abnormer Magerkeit, in welchen man durch die Bauchdecken hindurch die Bewegungen betrachten konnte, bestätigt. Ueber die Ursache der Beschleunigung, welche die Bewegungen nach Eröffnung der Bauchhöhle erfahren, sind verschiedene Ansichten aufgestellt worden. Man glaubte entweder die eindringende atmosphärische Luft oder die gestörte Blutcirculation oder die durch die Verdunstung erzeugte Kälte sei hier der die Bewegung bewirkende Reiz. Zur Stütze der zweiten Ansicht führte Schiff an, dass die Bewegungen immer am stärksten seien bei Thieren, die sich verblutet haben, und dass man durch Compression der Aorta auch beim lebenden Thier die Peristaltik hervorrufen könne. Vielleicht darf jedes der angeführten Momente, insbesondere aber auch das dritte, die Verdunstungskälte, als wirksam angenommen werden.

Dafür, dass die Darmbewegungen erst mit der Anfüllung des Darms beginnen, kann man sich als Grund denken, dass die eintretenden Speisen selbst als Reiz wirken. Doch haben nach Ludwig und Schwarzenberg Reizungen der Darmschleimhaut ausserhalb der Verdauungszeit keine Bewegungen zur Folge. Antiperistaltische Bewegungen glaubte man wenigstens in solchen Fällen annehmen zu müssen, in welchen der Darminhalt in den Magen zurücktritt und dann erbrochen wird. Hiergegen ist jedoch einzuwenden, dass eine Rückwärtsbewegung des Darminhaltes stattfinden kann in Folge peristaltischer Bewegungen, sobald sich der Bewegung nach unten ein Hinderniss entgegenstellt, sobald also

---

Arch. f. wiss. Heilk., Bd. 5. Ravitsch, Arch. f. Anatomie und Physiol. 1861. Schiff, Moleschott's Untersuchungen, Bd. 8.

der Darm an einer Stelle verstopft oder in seiner Bewegung gelähmt ist. Die Frage, ob überhaupt antiperistaltische Bewegungen am Darm vorkommen, ist daher als noch unentschieden zu betrachten. Bei dem gewöhnlichen Erbrechen wird nur der Mageninhalt entleert. Jedenfalls genügt, wenn der Cardialsphincter erschlafft ist, die blosse Wirkung der Bauchmuskeln, die Zusammenziehung des Zwerchfells, des queren und der schiefen Bauchmuskeln, um Erbrechen zu Stande zu bringen. Ob dabei zugleich eine Antiperistaltik des Magens in Frage kommt, ist ebenfalls unentschieden. Ihrer Natur nach sind die Brechbewegungen unter die Reflexbewegungen zu rechnen, sie können durch Reizung sehr verschiedener empfindender Stellen (des Schlundes, der Zungenwurzel, der Schleimhaut und der Peritonealfläche des Magens, des Dünndarms u. s. w.) ausserdem durch psychische Eindrücke, besonders Ekelvorstellungen, angeregt werden. Experimentell lässt sich Erbrechen namentlich durch Reizung des mit dem Centralorgan zusammenhängenden nervus vagus hervorrufen. Doch hebt Durchschneidung des Vagus nicht die Möglichkeit des Erbrechens überhaupt auf, nur das von den Verbreitungsbezirken des Vagus zu erhaltende reflectorische Erbrechen wird durch dieselbe sistirt *).

Ausser vom Vagus und von den Splanchnici wird die Muskulatur des Darms noch durch den von Meissner entdeckten plexus gangliosus, der in der Darmwandung selber liegt, versorgt. Seine Function ist aber noch unbekannt. Auch in Betreff der Function der Splanchnici und des Vagus herrscht noch manche Unklarheit, die durch widersprechende Beobachtungen veranlasst ist. So kann nach Ludwig und Kupffer beim todten Thier eine vorsichtige Erregung des Splanchnicus den zuvor ruhenden Darm zu einer kurzen Bewegung veranlassen. Nach Lister soll überhaupt jede schwache Reizung der Splanchnici nicht hemmend sondern erregend wirken **). Ueber die Begriffe Bewegungs- und Hemmungsnerv vergl. §. 46.

Die Bewegungen der dicken Därme geschehen in derselben Weise wie die Bewegungen der dünnen Därme. Nur ist die Peristaltik langsamer, und Lageänderungen der Därme gegen einander sind wegen des festeren Dickdarmgekröses kaum möglich. Theils in Folge der langsameren Peristaltik, theils in Folge des Widerstands, den die Falten des Colon (die plicae sigmoideae) der Bewegung entgegensetzen, halten sich die aus dem Dünndarm in den Dickdarm übergetretenen Speisereste in dem letzteren eine sehr lange Zeit auf. Während die Bewegung durch den Dünndarm in höchstens 2—3 Stunden beendigt ist, dauert sie durch den Dickdarm 12—24 Stunden. Ein beträchtlicher Theil dieser Zeit kommt auf den Aufenthalt im Blinddarm, in welchem die aus dem Dünndarm übertretenden ziemlich dünnflüssigen Massen sich ansammeln und zuerst eine festere Consistenz gewinnen, die dann bei der Bewegung

---

*) Betz, Zeitschr. f. rat. Med. N. F. Bd. 1. Schwarzenberg, ebend. Bd. 7. Donders, Physiologie, Bd. 1. Schiff, Lehrbuch der Physiologie, Bd. 1.

**) Pflüger, über ein Hemmungsnervensystem für die Bewegungen des Dünndarms, Berlin 1857. Ludwig und Kupffer, Sitzungsber. der Wiener Akademie, Bd. 25. Lister, proceedings of the royal society, 1858.

durch das Colon in Folge des Aufenthaltes in den Zellen des letzteren weiter zunimmt. Reizung der Splanchnici hat keinen Einfluss auf die Dickdarmbewegungen; Reizung der Vagi dagegen wirkt erregend auf dieselben.

Contractionen des Dickdarms in Folge von Vagusreizung hat Budge beobachtet. Nach demselben sind es vorwiegend die Längsfasern des Darms, welche durch die Vagusreizung in Bewegung kommen, und er vermuthet, dass die Kreismuskelfasern von dem Sympathicus innervirt werden. Aus diesem antagonistischen Verhalten erkläre es sich, dass Durchschneidung des Vagus die Fortbewegung des Darminhaltes nicht aufhebe, Exstirpation des plexus coeliacus und mesentericus sie sogar befördere *).

Die Entleerung der Fäces kann durch die blosse Thätigkeit der kräftigen Kreis- und Längsmuskelfasern des Mastdarms erfolgen, indem gleichzeitig die glatten und quergestreiften Muskelfasern, welche den After verschliessen, erschlaffen. Sehr häufig aber wird die Wirkung der Mastdarmmuskeln durch die Contraction der Bauchmuskeln und des Zwerchfells (die sogenannte Bauchpresse) unterstützt. Diese Contraction wirkt, indem sie durch Verengerung der Bauchhöhle einen Druck auf den Mastdarm ausübt.

Die unterste Partie der Mastdarmschleimhaut besitzt Sensibilität und vermittelt daher das Gefühl das Stuhldrangs. Das Andringen der Fäces gegen den Anus macht zunächst den aus glatten Fasern bestehenden und der Willkür entzogenen Sphincter ani internus erschlaffen, während der quergestreifte Sphincter externus noch durch den Willen contrahirt bleibt. In Folge des kräftigen Widerstandes dieses Sphincter kann die Fäcalmasse zuweilen die umgekehrte Bewegung einschlagen und daher der Stuhldrang eine Zeit lang aufhören.

Die Verengerung, welche die Bauchhöhle durch die Bauchpresse erfährt, ist eine durchaus allseitige. Von oben nach unten und zugleich etwas nach vorn drückt vermöge seiner Faserrichtung das Zwerchfell, gerade von vorn nach hinten drückt der quere Bauchmuskel, schräg von unten nach oben und hinten wirkt der äussere, und schräg von oben nach unten und hinten der innere schiefe Bauchmuskel.

3. Der Chemismus der Verdauung.

A. Verdauung in der Mundhöhle.

§. 83. Structur der Mundhöhle.

Die Schleimhaut der Mundhöhle ist ausgezeichnet durch ihren Reichthum an Gefässen und Nerven sowie an Papillen mit Gefässschlingen und Nervenendigungen. Durch ihre beträchtliche Dicke und das Epithel

*) Budge, nova acta acad. Leop. carol. vol. XXVII.

aus abgeplatteten Zellen (Pflasterepithelzellen) nähert sie sich in der Structur der sich continuirlich in sie fortsetzenden äusseren Haut. Die absondernden Drüsen, die in und unter der Mundhöhlenschleimhaut sich finden, haben sämmtlich die acinöse Form, sie bestehen aus traubenförmig angehäuften Endbläschen, deren Ausführungskanälchen sich zu einem grösseren Gang vereinigen, der die Schleimhaut durchbohrt und in die Mundhöhle einmündet. (Fig. 21.) Auf der Innenseite der glashellen Membran dieser Drüsen befinden sich kleine, rundliche Epithelialzellen. Man bezeichnet die kleineren acinösen Drüsen der Mundhöhle als Schleimdrüsen, die grösseren als Speicheldrüsen. Die Schleimdrüsen, die höchstens 2 Linien im Durchmesser haben, befinden sich im Bindegewebe unter der Schleimhaut besonders an einzelnen Stellen angehäuft: so um den Mund herum (glandulae labiales), an der Wange (glandulae buccales), am weichen und hintern Theil des harten Gaumens (glandulae palatinae), an der Wurzel und an den Rändern der Zunge (glandulae linguales). Die Speicheldrüsen (Parotis, Submaxillaris und Sublingualis) unterscheiden sich von den kleinen Schleimdrüsen nur durch ihre Masse und durch die Grösse ihrer Ausführungsgänge, die daher auch eine dickere Bindegewebsumhüllung (der duct. Wharthonianus sogar mit Muskelfasern) und ein Cylinderepithelium besitzen.


Fig. 21.

Neben den Speicheldrüsen finden sich in der Mundhöhle noch geschlossene Bälge, die früher ebenfalls zu den Drüsen gerechnet und daher als Balgdrüsen (glandulae folliculares) bezeichnet wurden. Sie finden sich zerstreut namentlich an der Zungenwurzel und bilden ausserdem in massenhafter Anhäufung die so genannten Mandeln. Es steht kaum zu bezweifeln, dass diese Bälge keine absondernden Drüsen sind, sondern dass sie gleich den Peyer'schen Follikeln und den Milzkörperchen als elementare Lymphdrüsen betrachtet werden müssen, womit die Thatsache übereinstimmt, dass ihre Oberfläche von einem Lymphgefässnetz umsponnen ist.

§. 84. Secrete der Mundhöhle.

Das Secret der Schleim- und Speicheldrüsen ist eine wässerige, etwas getrübte Flüssigkeit. Diese Trübung rührt her theils von Epithelzellen der Schleimhaut und der Drüsen selbst theils von eigenthümlichen Zellen, die mit den farblosen Zellen des Blutes und der Lymphe die grösste Aehnlichkeit haben (vergl. §. 111 Fig. 32), und die man als Schleim- oder Speichelkörperchen bezeichnet hat. Wahrscheinlich sind diese letzteren Elemente Epithelzellen, die schnell nach ihrem Entstehen abgestossen werden. Dafür spricht wenigstens, dass sie bei Reizung der Mundhöhle in besonders reichlicher Menge producirt werden.

Sie stammen nach Donders ausschliesslich aus dem Secret der Sublingualis, daher dieses für sich auch viel getrübter erscheint als das Parotidensecret.

Der Gehalt des Mundsecrets an festen Bestandtheilen ist ausserordentlich klein (0,3 bis höchstens 1 proc.); $^1/_4$ bis $^1/_2$ dieser festen Bestandtheile sind Mineralstoffe, namentlich Chloralkalien, ausserdem geringe Mengen phosphorsaurer Alkalien und Erden, sowie Schwefelcyankalium. Ferner finden sich Alkali und Kalk verbunden mit dem organischen Hauptbestandtheil des Speichels, einem Eiweisskörper, den man Ptyalin (Speichelstoff) genannt hat, und der in seiner Alkaliverbindung wahrscheinlich die schwach alkalische Reaction des frischen Speichels veranlasst. Ausserdem enthält das Mundsecret geringe Mengen von Schleimstoff (Mucin), der gleich dem Ptyalin durch Essigsäure gefällt werden kann, sich aber nicht wie dieses im Ueberschuss derselben wieder löst.

Das Mundsecret ist eine Mischung der Secrete der verschiedenen in die Mundhöhle mündenden Drüsen. Unter ihnen weicht namentlich das Secret der Schleimdrüsen, der Mundschleim, von dem Secret der Speicheldrüsen, dem eigentlichen Speichel, in chemischer Beziehung nicht unbeträchtlich ab; auch der letztere selbst hat, je nach der Speicheldrüse, von der er stammt, eine etwas abweichende Zusammensetzung. Der Mundschleim ist weit dickflüssiger als der Speichel, was von seinem grösseren Gehalt an Schleimstoff und an suspendirten Epithelzellen herrührt. Seiner Beschaffenheit nähert sich am meisten der Speichel der Submaxillaris. Dagegen ist der Parotidenspeichel sehr klar und dünnflüssig, er führt hauptsächlich das Ptyalin, aber nur wenig Schleimstoff. Das Schwefelcyankalium kommt allein im eigentlichen Speichel, namentlich in demjenigen der Parotis vor. Hinsichtlich der unorganischen Salze unterscheidet sich der Parotisspeichel von den übrigen Secreten durch seinen grösseren Gehalt an Kalksalzen.

Den Parotis- und Submaxillarspeichel hat man getrennt untersucht, indem man ihn bei Thieren, nach Anlegung einer Speichelfistel, direct aus den Ausführungsgängen, dem Ductus Stenonianus und Whartonianus, auffing. Um den Mundschleim möglichst für sich zu erhalten unterband Jacubowitsch jene beiden Ausführungsgänge; es war dann der Mundschleim nur noch mit dem Secret der Sublingualis untermischt. Eckhard und Ordenstein haben auch beim Menschen das Parotidensecret für sich untersucht, indem sie eine dünne Canüle von der Mundhöhle aus in den duct. Stenonianus einführten.

Das Ptyalin wie das Mucin sind chemisch noch wenig gekannte Substanzen. Das erstere soll nach Lehmann dem Natronalbuminat verwandt, aber an Kalk gebunden sein, daher man in der Asche des Parotidenspeichels ziemlich viel kohlensauren Kalk trifft. Der Gehalt des Speichels an Schwefelcyankalium ist durch die auf Zusatz von Eisenchloridlösung entstehende blutrothe Färbung zu erkennen *).

*) Lehmann, physiolog. Chemie, Bd. 2, Bernard, arch. gén. de méd., 1847.

§. 85. Absonderung der Mundsecrete.

Die Absonderung von Mundschleim und Speichel geschieht in sehr schwachem Grad continuirlich. Sie wird stärker angeregt durch das Kauen fester Speisen, ja sogar durch die blosse Bewegung des Unterkiefers, und nach dem Essen dauert sie noch einige Zeit in erhöhtem Grad fort. Die Anregung der Secretion geschieht hiebei durch Vermittlung der Drüsennerven, indem theils von den sensibeln Nerven der Mundhöhle aus eine reflectorische Erregung theils von den sich zu den Kaumuskeln begebenden Nerven aus eine asociirte Erregung der Drüsennerven stattfindet. Direct erwiesen ist der Einfluss der Innervation auf die Secretion der Mundflüssigkeiten bei den Speicheldrüsen. Ludwig hat zuerst gezeigt, dass die Reizung des Nerven der Submaxillaris beim Hunde eine bedeutende Secretion aus dieser Drüse bewirkt. Das Nämliche wurde für die Parotis nachgewiesen. Die Absonderung ist stets von einer erhöhten Wärmebildung in der Drüse begleitet. Sowohl die Zunahme der Absonderung wie die Zunahme der Wärme rührt von einem directen, nicht etwa von einem durch das Blut erst vermittelten Einfluss der Nervenerregung auf die Drüse und ihre Secretion her. Denn der Secretionsdruck in Folge der Reizung übersteigt beträchtlich den Blutdruck, und die Temperatur der Drüse übertrifft die Blutwärme. Dagegen wird durch die Thätigkeit der Drüse die Umwandlung des durch dieselbe circulirenden Blutes abgeändert. Während in der Ruhe das aus der Drüse abfliessende Venenblut dunkelroth ist, erhält dasselbe nach Bernard in Folge der Thätigkeit der Drüse (bei Reizung ihrer Nerven) eine hellrothe Beschaffenheit. Die Ursache dieses Farbenwechsels ist noch unbekannt. Während den vom Gehirn zu den Speicheldrüsen sich begebenden Nerven (Aesten des Trigeminus und Facialis) der Haupteinfluss auf die Secretion derselben zukommt, fehlt übrigens ein solcher Einfluss auch den Nervenfäden des Sympathicus, die sich mit den Gefässen zur Drüse begeben, nicht. Nach Eckhard vermehrt die Sympathicusreizung die Absonderung der Submaxillardrüse in viel geringerem Grade als die Trigeminusreizung, sie veranlasst aber zugleich ein qualitativ abweichendes Secret. Bei Trigeminusreizung erhält man einen hellen und dünnflüssigen Speichel, bei Sympathicusreizung eine trübe und klebrige Absonderung, während zugleich im letzteren Fall nach Bernard kein Hellerwerden des aus der Drüse abfliessenden Blutes zu beobachten ist, sondern im Gegentheil das Venenblut eine dunklere Farbe annimmt.

Bidder und Schmidt, die Verdauungssäfte und der Stoffwechsel. Mitau und Leipzig 1852. Donders, in Moleschotts Untersuchungen zur Naturlehre, Bd. 2. Ordenstein in Eckhards Beiträgen zur Anatomie, Bd. 2.

Der Nerv der Unterkieferdrüse ist ein besonderer Ast des Lingualis; Bernard vermuthet, dass derselbe durch die chorda tympani aus dem Facialis komme, und Eckhard hat in der That gezeigt, dass Reizung der chorda absonderungerregend wirkt. Zu der Parotis begeben sich Aeste des Facialis und des Maxillaris inferior, die nach Rahn die Secretion steigern. Reflectorisch kann die Speichelabsonderung durch Reizung des Glossopharyngeus, wahrscheinlich auch des Trigeminus angeregt werden. Eine Erregung durch asociirte Innervation ist bei der Anregung der Absonderung durch blosse Kaubewegungen, ohne dass sich feste Speisen im Munde befinden, anzunehmen. Frerichs beobachtete, dass verstärkte Absonderung auch eintritt, wenn man durch eine Fistel Speisen in den Magen bringt; es scheint sonach zwischen den sensibeln Nerven des Magens und den Drüsennerven gleichfalls ein Reflexverhältniss zu bestehen. Ueber den Begriff der Absonderungsnerven vergl. §. 46.

Den Secretionsdruck der Submaxillaris mass Ludwig, indem er ein Manometer in den Ausführungsgang einbrachte; gleichzeitig bestimmte er durch ein in die Carotis eingebrachtes Manometer den Blutdruck. Während in der Ruhe keine merkliche Absonderung erfolgte, hielt diese bei Reizung des Nerven einer Quecksilbersäule von 190 Millim. Höhe das Gleichgewicht; der Blutdruck in der Carotis war gleichzeitig nur 108,5 bis 112,3 Millim. Die bei Reizung des Drüsennerven zu erhaltende Quantität Speichel ist sehr beträchtlich. Ludwig und Becher sammelten 3 Stunden hindurch bei einem Hunde stündlich im Mittel 55,2 Grm., Kölliker und Müller erhielten eine stündliche Menge von 44,8 Grm.

Ludwig und Spiess verglichen die Temperatur des Speichels der Submaxillardrüse mit der Temperatur des Carotidenbluts derselben Seite mittelst des Thermomultiplicators. Später hat Ludwig diese Versuche wiederholt, indem er feine Thermometer benützte, deren einer in einer Erweiterung der in den Ausführungsgang gelegten Canüle, ein anderer in der Carotis, ein dritter in der grössten Vene der Speicheldrüse sich befand; gleichzeitig wurde die Absonderungsgrösse gemessen. Die Temperatur des abgesonderten Speichels übertraf die Temperatur des Carotidenbluts bis zu 1,5° C. Während das Arterienblut in Folge der Absonderungsthätigkeit ungeändert blieb, wurde das Venenblut wärmer und seine Temperatur konnte sogar die des abgesonderten Speichels übertreffen.

Bernard hat den Wassergehalt des Drüsenvenenblutes der Submaxillaris während der Ruhe und während der Thätigkeit der Drüse verglichen. Es ergab sich, dass während der Thätigkeit der Wassergehalt genau in einem dem im Speichel abgesonderten Wasser entsprechenden Verhältnisse abnahm. Die Farbenveränderung, die während der Reizung des cerebralen Absonderungsnerven am Venenblut eintritt, ist so bedeutend, dass dasselbe vollkommen dem arteriellen Blute gleicht. Doch zeigt sich darin ein Unterschied, dass jenes an der Luft allmälig dunkel wird.

Die auf Reizung des Trigeminus und des Sympathicus aus der Unterkieferdrüse erhaltenen Speichelsorten zeigen nach Eckhard sogar mikroskopische Unterschiede. Namentlich finden sich in dem Trigeminusspeichel kleine, stark lichtbrechende Körnchen, die im Sympathicusspeichel viel seltener vorkommen, während in diesem grössere unregelmässig geformte Körperchen zu finden sind. Das spec. Gewicht des Trigeminusspeichels betrug im Mittel 1,0046, das spec. Gewicht des Sympathicusspeichels 1,0156, der feste Rückstand betrug dort 1,3, hier 2,7 Proc. *).

*) Ludwig, Ztschr. f. rat. Med. N. F. Bd. 1. Derselbe, Lehrb. der Phy-

§. 86. Chemische Wirkung der Mundsecrete.

Neben dem in §. 79 berührten mechanischen Zweck, den die Mundsecrete beim Kaugeschäfte erfüllen, kommt denselben eine chemische Wirkung auf das in der Nahrung enthaltene Stärkmehl zu. Dieses wird in äusserst kurzer Zeit durch das Gemenge der Mundsecrete in Traubenzucker übergeführt. Die Umwandlung der Stärke in Zucker setzt sich auch im Magen noch fort. Doch wird bei weitem nicht alles in der Nahrung enthaltene Stärkmehl durch die Mundflüssigkeiten in Zucker verwandelt, sondern eine grosse Menge gelangt noch in den Darmkanal und geht erst hier, durch die Einwirkung der Darmsecrete, in Zucker über, und ein Theil verlässt den Darm sogar, namentlich nach reichlicher Stärkefütterung, unverändert. Hinsichtlich der Betheiligung der verschiedenen Mundsecrete an dieser chemischen Wirkung steht fest, dass keines derselben einzeln so energisch zu wirken vermag wie ihr Gemenge. Namentlich bedarf sowohl der Mundschleim für sich als der Speichel für sich einer weit längeren Zeit zur Ueberführung der Stärke in Zucker. Die chemische Wirkung selbst muss als eine Fermentwirkung aufgefasst werden, wobei die in dem Secret befindlichen eiweissähnlichen Substanzen die Rolle der Fermente spielen.

Für eine Fermentwirkung spricht die Thatsache, dass auch manchen andern thierischen Stoffen (wie Eiweiss, Leim) in geringem Grade die Fähigkeit zukommt, Stärke in Zucker umzuwandeln. Mialhe hat das Ferment (nach Analogie mit der Diastase des Getreides) Speicheldiastase genannt und angegeben, dasselbe sei durch Alkohol fällbar. Uebrigens ist der durch Alkohol fällbare Stoff offenbar nicht von constanter Beschaffenheit. Bernard hat auf den Umstand, dass auch andere thierische Substanzen die gleiche fermentirende Wirkung äussern, die Hypothese gegründet, es seien alle so genannten Verdauungsfermente gleicher Art, und bewirkten dieselben in alkalischen Lösungen die Umwandlung von Stärke in Zucker, in sauern Lösungen die Auflösung der Proteinkörper. Diese Hypothese ist aber durch die Versuche von Jacubowitsch widerlegt, welcher zeigte, dass Stärke, die man Hunden durch eine Magenfistel direct in den Magen bringt, hier in der sauren Magenflüssigkeit noch in Zucker übergeht, dass aber diese Umwandlung alsbald sistirt wird, wenn man die Speichelgänge unterbindet. Der letztere Versuch beweist zugleich, dass der Mundschleim für sich, ohne Speichel, nicht die Umwandlung zu vollbringen vermag. Dass hingegen auch der Speichel dies nicht vermöge, zeigten Bidder und Schmidt, indem sie Parotisflüssigkeit vom Pferde für sich aufsammelten und wirkungslos fanden. Das wirkungsvollste Ferment scheint nach ihnen in der Verbindung des Mundschleims mit dem Submaxillardrüsensecret zu liegen. Offenbar wird also durch das Zusammentreffen von zwei

---

siologie, 2. Aufl., Bd. 2. Bernard, leçons sur la physiologie et la pathologie du système nerveux, 1858. Derselbe, comptes rendus 1858, t. XLVII. Eckhard, Beiträge, Bd. 2.

etwas verschieden zusammengesetzten eiweissähnlichen Substanzen erst ein sehr wirkungsvolles Ferment geliefert. Nach Ordenstein verhalten sich jedoch die einzelnen Secrete beim Menschen von diesem Befund an Hunden und Pferden etwas verschieden, da er Parotisflüssigkeit, die durch eine von der Mundhöhle aus eingebrachte Canüle gewonnen war, für sich allein schon vollkommen wirksam fand. Es ist zur Würdigung dieser Differenzen daran zu erinnern, dass es sich dabei immer nur um ein Mehr oder Minder handelt, d. h. dass bei allen Thieren jedem Secret für sich wenigstens in schwachem Grade die Fermentwirkung zukommt.

Man überzeugt sich von dem Uebergang der Stärke in Zucker theils durch die Probe auf Stärke (die Bläuung mit Jod), theils durch die Trommer'sche Probe auf Zucker (Reduction von Kupferoxydul aus schwefelsaurer Kupferoxydlösung bei Zusatz von Kali) *).

B. Verdauung im Magen.

§. 87. Structur der Magenschleimhaut.

Die Schleimhaut des Magens ist die drüsenreichste im Körper. Dicht gedrängt stehen in ihr schlauchförmige Drüsen, die Labdrüsen (l, Fig. 22), deren Mündungen auf der Schleimhautfläche durch kleine zottenähnliche Vorsprünge (z) von einander getrennt sind. Die Oberfläche der Schleimhaut ist von Cylinderzellen bedeckt, die sich noch in den obersten Theil der Labdrüsen hinein fortsetzen. Der ganze Schlauch der letzteren ist nach unten hin von rundlichen oder eckigen Zellen erfüllt, die mit Plasterepithelzellen Aehnlichkeit haben, nur dass sie weicher sind und einen feinkörnigen Inhalt besitzen. Man bezeichnet diese Zellen, welche die eigentlichen Secretionszellen der Labdrüsen darstellen, als Labzellen. Viele dieser Labzellen findet man ohne Membran und sichtlich im Zerfall begriffen. Die homogene Haut der Labdrüsen, welche die Zellen umschliesst, ist an ihrem untern Ende von einem mit glatten Muskelzellen vermischten Bindegewebe umgeben. Die Blutgefässe umgeben die Labdrüsen in einem dichten, spitzwinklig sich theilenden Netze und bilden ringförmige Anastomosen um ihre Mündungen. In der Gegend des Pylorus besteht die Schleimhaut aus Drüsen, die in ihrer äussern Form den Labdrüsen gleichen, die aber keine Labzellen enthalten, sondern an ihrer ganzen Innenfläche von einer

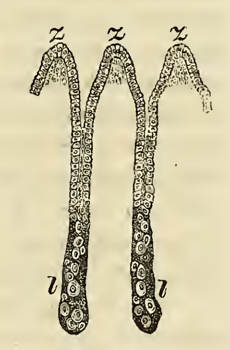


Fig. 22.

*) Jacubowitsch, de saliva dissert. 1848. Bidder und Schmidt, die Verdauungssäfte und der Stoffwechsel. Bernard, leçons de physiologie expér. 1856, t. II. Ordenstein, in Eckhards Beiträgen Bd. 2.

Schichte Cylinderepithel bedeckt sind. (Fig. 23). Man hat sie als Magenschleimdrüsen bezeichnet.



Fig. 23.

In einem Querring nahe der Cardia des menschlichen Magens finden sich Labdrüseu mit gabeliger Verzweigung ihres unteren Endes. Bei manchen andern Säugethieren z. B. beim Hunde, sind solche in grösserer Menge über die ganze Schleimhaut verbreitet zu finden. Beim Schwein hat Wasmann zuerst die Magenschleimdrüsen gefunden. Sie sind von Kölliker dann auch am Pylorus des menschlichen Magens aufgefunden worden. Als ausnahmsweiser Befund zu bezeichnen sind traubenförmige Drüsen unter der Magenschleimhaut und geschlossene Kapseln, ähnlich den s. g. Balgdrüsen der Mundhöhle und solitären Drüsen des Darms.

§. 88. Secrete des Magens.

Die Magenschleimhaut und ihre Drüsen liefern zwei Secrete, von denen das eine, der Magenschleim, immerwährend, das andere, der Magensaft, nur während der Verdauung oder bei künstlicher Reizung der Magenschleimhaut abgesondert wird. Der Magenschleim ist theils Secretionsproduct der am Pylorus angehäuften Schleimdrüsen, theils entsteht er durch Zerfall und Verflüssigung des über die ganze Oberfläche verbreiteten Cylinderepithels. Er ist zäh, von neutraler oder schwach alkalischer Reaktion, reich an Schleimstoff und bedeckt theils als zusammenhängende Schichte die Schleimhaut, theils umhüllt er die unverdauten Stücke der Nahrung. Der Magensaft ist das ausschliessliche Secretionsproduct der Labdrüsen; er ist eine klare, dünne Flüssigkeit von saurer Reaction; ihm allein kommt die Fähigkeit zu Eiweisskörper aufzulösen und in eine assimilirbare Form überzuführen. Der Magensaft ist daher das einzige Verdauungssecret des Magens.

Die Menge des Magensaftes, die im normalen Zustand secernirt wird, ist nicht sicher bekannt. Bidder und Schmidt fanden beim Hunde als täglich abgesonderte Menge etwa 100 Gramme auf 1 Kilogr. Körpergewicht; beim Menschen scheint die Absonderungsgrösse noch bedeutender zu sein. Da die Absonderung des Magensaftes von der Reizung der Magenschleimhaut abhängig ist, so steht nicht zu bezweifeln, dass dieselbe durch bestimmte Nerven angeregt wird; welches diese Nerven sind (ob der Vagus oder Fäden des Sympathicus), ist aber noch unentschieden.

Die wesentlichsten Bestandtheile des Magensaftes sind eine freie Säure und ein den Eiweissstoffen verwandter Fermentkörper, das Pepsin. Ausserdem sind in ihm Mineralsalze, namentlich Chlornatrium und phosphorsaurer Kalk, gelöst. Die Gesammtmenge der festen Bestandtheile beträgt bei verschiedenen Thieren 1—2, beim Menschen nur 0,5 proc. Die freie Säure des Magensaftes ist Chlorwasserstoffsäure und in

vielen Fällen auch Milchsäure, doch ist nicht ausgemacht, ob die letztere wirklich ein Secretionsproduct der Labdrüsen ist und nicht vielmehr aus der Umwandlung stärkehaltiger Nahrungsmittel stammt; letzteren Ursprungs sind jedenfalls die zuweilen im Magensaft vorgefundenen Spuren von Buttersäure und Essigsäure. Die Menge freier Chlorwasserstoffsäure beträgt nach Schmidt beim Menschen nur 0,02 proc., im concentrirteren Magensaft des Hundes 0,3 proc. Das Pepsin ist in seinen näheren Eigenschaften noch völlig unbekannt. Dasselbe ist nur dadurch charakterisirt, dass es durch fast alle Fällungsmittel des Eiweisses, namentlich durch Kochen, Mineralsalze, auch Gerbsäure, nicht gefällt, dagegen durch Alkohol niedergeschlagen wird, worauf es in Wasser und noch leichter in verdünnten Säuren wieder gelöst werden kann. Es hat die Eigenschaft feinen Pulvern, z. B. Stärkmehlpulver, sehr fest anzuhaften und kann in dieser Form längere Zeit aufbewahrt werden. Den Gehalt des Magensaftes vom Menschen an Pepsin bestimmte Schmidt zu 0,3 proc., den vom Hunde zu 1,7 proc. Doch sind diese Zahlen noch unsicher. Nach Schiff ist der zuerst unmittelbar nach der Nahrungsaufnahme abgesonderte Magensaft noch wenig pepsinhaltig und hat daher auch geringe verdauende Kraft. Auf die nachherige Zunahme des Pepsingehalts soll die Beschaffenheit der Nahrung von Einfluss sein, indem von reinem Eiweiss auch in längerer Zeit fast nichts aufgelöst, dagegen solches Eiweiss, das mit andern Substanzen, namentlich Dextrin und Leim, untermengt sei, sehr rasch verdaut werde. Ebenso soll Dextrin in eine Vene gespritzt oder in den Mastdarm injicirt schnell den Pepsingehalt und dadurch die verdauende Kraft des Magensaftes erhöhen.

Wir geben zunächst Analysen des Magensafts vom Hunde und vom Menschen nach Schmidt.

	Speichelfreier Magensaft vom Hunde	Speichelhaltiger Magensaft vom Hunde	Speichelhaltiger Magensaft vom Menschen
Wasser	973,062	971,171	994,610
Ferment	17,127	17,336	3,016
Salzsäure	3,050	2,337	0,217
Chlorkalium	1,125	1,073	0,570
Chlornatrium	2,507	3,147	1,345
Chlorcalcium	0,624	1,661	0,092
Chlorammonium	0,468	0,573	—
Phosphors. Kalk (mit phosphors. Magnesia u. Eisen)	2,037	2,738	0,150
Gesammtmenge d. festen Bestandtheile	26,938	28,829	5,390

Beaumont hat zuerst Magensaft vom Menschen gesammelt aus der durch eine Schusswunde entstandenen Magenfistel eines Mannes. Später gerieth Blondlot auf den Gedanken bei Hunden Magenfisteln anzulegen, und mittelst dieser Methode wird jetzt gewöhnlich der Magensaft erhalten. Man macht einen Einschnitt

in der linea alba, zieht den Magen heraus und befestigt ihn an ein über die Bauchwunde gelegtes Klötzchen, während man ihn zugleich mit den Rändern der Bauchwunde zusammennäht. Das abgeschnürte Stück des Magens stirbt nach einiger Zeit ab und wird abgestossen, und seine Ränder wachsen mit den Rändern der Bauchöffnung zusammen. Man führt nun eine verschliessbare Canüle aus Silber oder Neusilber ein, durch die man jederzeit Mageninhalt gewinnen kann. Man gewinnt den Magensaft möglichst rein, wenn feste unverdaute Speisen sich im Magen befinden. Will man den Magensaft zugleich speichelfrei haben, so unterbindet man die Speichelgänge. In neuerer Zeit haben Bidder und Schmidt noch bei einer Frau mit zufällig erworbener Magenfistel Untersuchungen über den menschlichen Magensaft angestellt.

Hinsichtlich der Einwirkung der Nerven auf die Absonderung des Magensaftes lässt sich bis jetzt nur sagen, dass der Vagus höchst wahrscheinlich nicht der eigentliche Secretionsnerv ist, da die Durchschneidung des Vagusstamms am Halse häufig gar keine Verdauungsstörung zur Folge hat, und da namentlich in der Absonderung und Beschaffenheit des Secretes gewöhnlich keine Abnormität sich nachweisen lässt. Nasse beobachtete zuweilen bei Hunden nach einseitiger Vagusdurchschneidung eine abnorm grosse Ansammlung von Magensaft; dasselbe habe ich in einem Fall beim Kaninchen gesehen. Reizung des plexus coeliacus hat nach Adrian keinen Einfluss auf die Magensaftsecretion *).

Wenn man die Bestimmungen der täglich vom Hunde abgesonderten Quantität Magensaft (100 grm. auf 1 Kilogr. Körpergewicht) zu Grunde legt, so würde der Mensch bei einem mittleren Körpergewicht von 65 Kilogrammen täglich 6,5 Kilogr. Magensaft absondern. Nach den unter Schmidt's Leitung ausgeführten directen Bestimmungen ist jedoch die Absonderungsgrösse beim Menschen noch bedeutender (fast $^1/_4$ des Körpergewichts in 24 Stunden), womit auch übereinstimmt, dass erstens nach Lehmann die Absonderungsgrösse von 6,5 Kilogr. täglich nicht zur Verdauung der für die Ernährung nothwendigen Eiweisskörper hinreichen würde, und dass zweitens der menschliche Magensaft weit wasserreicher ist als derjenige vom Hunde.

Als freie Säure des Magensafts vermuthete Prout zuerst freie Salzsäure. Lehmann wies dann ziemlich beträchtliche, übrigens wechselnde Quantitäten Milchsäure (0,5—0,9 proc.) im Magensaft des Hundes nach. Er nahm desshalb an, dass nur die Milchsäure im Magensaft vorkomme, und dass freie Salzsäure erst beim Abdampfen entstehe, indem die Milchsäure einzelne Chlorsalze zersetze. Durch Schmidt wurde jedoch unzweifelhaft dargethan, dass Salzsäure als freie Säure im Magensaft vorhanden ist. Er fand nämlich erstens, dass mehr Chlor im Magensaft vorkommt, als der in demselben enthaltenen Menge von Basen entspricht, und zweitens, dass diejenige Menge von Alkali, die zum Neutralisiren der freien Säure erfordert wird, in vielen Fällen (namentlich im reinen Magensaft der Fleischfresser) jener überschüssigen Chlormenge genau entspricht. Hieraus ergibt sich, dass freie Salzsäure nicht nur im Magensaft vorkommt, sondern dass sie auch in vielen Fällen die einzige freie Säure des Magensafts ist. Schmidt vermuthete daher, dass überall da, wo Milchsäure gefunden werde, diese aus den Nahrungsmitteln herstamme. Es kommt jedoch für diese Frage in Betracht, dass die freie Salzsäure nur aus den Chlormetallen hervorgegangen sein kann, dass also diese (namentlich die leichter zersetzbaren, das Chlorcalcium und Chlor-

*) Nasse, Archiv f. wiss. Heilk. Bd. 5. Adrian, Eckhards Beiträge Bd. 3.

magnesium) in den Labdrüsen durch eine freie organische Säure, und zwar ohne Zweifel durch Milchsäure, zersetzt werden müssen. Statuirt man aber dies, giebt man also zu, dass in den Labdrüsen ursprünglich freie Milchsäure wahrscheinlich entsteht, so ist es leicht möglich, dass sie unter Umständen auch noch als solche abgesondert werden kann. Jedenfalls ist es zweifellos, dass sehr häufig freie Milchsäure im Magensaft gefunden wird, und da Milchsäure mit Pepsin ebenso verdauend wirkt wie Salzsäure mit Pepsin, so ist es auch keine Frage, dass die Milchsäure neben der Salzsäure ihre Bedeutung für den Verdauungsprocess hat.

Das Pepsin stellt man nach Frerichs und Schmidt durch Fällen des natürlichen oder zur Syrupdicke eingedampften Magensaftes mit Alkohol und Wiederauflösen des Niederschlags in Wasser dar. Nach Brücke enthält jedoch das so dargestellte Pepsin immer noch viel Albuminate, die Niederschläge, die man in der gewonnenen Pepsinlösung, durch Bleiessig, Sublimat und Gerbsäure erhält, und die man auf das Pepsin selber bezogen hatte, sollen nach ihm nur von jenen Beimengungen herrühren. Das Pepsin ist vor Allem ausgezeichnet durch seine grosse Neigung sich in schwach angesäuertem Wasser zu lösen. Brücke hat hierauf eine Hypothese über die Bildung des Magensaftes gegründet. Er nimmt an, dass in den Labdrüsen durch eine von den Nerven ausgehende elektrolytische Wirkung Säure und Basis getrennt werden, und dass die Säure zugleich die Bewegung nach der Schleimhautoberfläche erhalte, in die sie das Pepsin mit hineinziehe. Nach C. Schmidt's Hypothese verbindet sich die freie Salzsäure mit dem Pepsin zu einer zusammengesetzten Säure, die er Chlorpepsinwasserstoffsäure nennt. In der thatsächlichen Verwandtschaft des Pepsins zur Säure, sowie in dem Umstand, dass weder Pepsin noch Säure für sich als Verdauungsferment genügen, findet diese Anschauung ihre Berechtigung.*)

Schiff hat, von seiner Beobachtung ausgehend, dass namentlich der Dextringehalt der Nahrung auf die verdauende Kraft des Magensaftes von Einfluss ist, eine eigenthümliche Hypothese über die Pepsinbildung aufgestellt. Er nimmt an, dass in der Nahrung besondere Substanzen vorkommen, welche die Eigenschaft besitzen nach ihrer Resorption in das Blut den Magen mit Pepsin zu „laden"; in besonders hohem Grad soll diese Eigenschaft dem Dextrin zukommen, sie fehle dagegen dem Wasser, Rohrzucker, Kochsalz und verschiedenen andern Substanzen. Am sichersten soll das Dextrin direct in eine Vene gespritzt oder vom Mastdarm aus wirken. Dextrinklystiere empfiehlt darum Schiff gegen Indigestion. Bei den vielen Dunkelheiten, welche Schiff's Hypothese übrig lässt, kann dieselbe um so weniger als eine wirkliche Erklärung der Beobachtungen gelten, da diese vielfach eine andere und einfachere Erklärung noch zulassen.**)

---

*) Beaumont, exper. and observations on the gastric juice, Boston 1834. Blondlot, traité de la digestion, Paris 1843 Lehmann, Lehrbuch der physiol. Chemie, Bd. 2. Frerichs, Art. Verdauung in Wagner's Handwörterbuch, Bd. 3, Abth. 1. Bidder und Schmidt, die Verdauungssäfte und der Stoffwechsel. C. Schmidt, Ann. der Chemie u. Pharmacie, Bd. 92. E. Brücke, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 37.

**) Schiff, Archiv der Heilkunde, Bd. 2.

§. 89. Veränderungen der Speisen im Magen.

Auf alle in Wasser löslichen Substanzen, wie auf Zucker, Dextrin, Gummi, die Salze der Alkalien und der phosphorsauren Erden, wirkt der Magensaft einfach als Lösungsmittel. Aus den kohlensauren Salzen kann er die Kohlensäure austreiben und sie in Chlor- oder milchsaure Salze umwandeln. Ausserdem wird im Magen, wie schon früher bemerkt, durch den mit den Speisen verschluckten Speichel die Umwandlung der Stärke in Dextrin und Zucker fortgesetzt. Die chemische Wirkung des Magensafts selber besteht dagegen in der Umwandlung der Eiweisskörper in leicht lösliche Modificationen. Leim und leimgebende Substanz löst der Magensaft, ohne aber deren chemische Eigenschaften zu verändern. Keine Wirkung übt er auf Cellulose, elastische Substanz, Hornsubstanz, Wachs und Fett. Alle diese im Magensaft unlöslichen Stoffe nebst einem grossen Theil der in ihm löslichen Stoffe der Nahrung, die aber wegen ihrer Menge in der kurzen Zeit des Aufenthalts im Magen nicht gelöst werden, treten in fester Form aus dem Magen in den Darm über. Man bezeichnet diese übertretende, aus unlöslichen und ungelösten Stoffen bestehende, mit Magensaft und mit gelösten Nahrungsstoffen durchtränkte Masse als Speisebrei oder Chymus. Man findet in dem Chymus von den in der Nahrung enthaltenen pflanzlichen und thierischen Geweben manche ganz unverändert, andere in verschiedenem Grade macerirt oder gelöst. Ungelöst finden sich namentlich immer die Cellulosemembranen der Pflanzenstoffe, ebenso das Chlorophyll, die elastischen Fasern und Epithelien. Bindegewebe ist zum Theil gelöst, zum Theil aufgequollen. Sehr häufig finden sich auch noch unveränderte Stärkekörner. Geronnenes Eiweiss und Fibrin sind, wenn sie fein zertheilt waren, vollkommen gelöst. Von grösseren Stücken gehen Theile noch ungelöst in den Darm über. Das Caseïn der Milch gerinnt, wenn es in den Magen kommt, sogleich durch den Einfluss der Säure, und der entstandene Käseklumpen wird dann langsam durch den Magensaft aufgelöst. Flüssiges Eiweiss gerinnt nicht, sondern wird unmittelbar durch den einwirkenden Magensaft umgewandelt. Von den Muskelbündeln des Fleisches findet man einzelne noch vollkommen unverändert, andere theils in Längsfasern, theils in Querscheiben zerspalten, noch andere aufgequollen und feinkörnig zerfallen, sichtlich eben in den gelösten Zustand übergehend. Das Fett der verschiedenen Nahrungsmittel fliesst in einzelne Tropfen zusammen und ist so mit dem Speisebrei gemischt.

Die Wirkung des Magensaftes auf die zusammengesetzten Nahrungsmittel und der Grad der Verdaulichkeit der letzteren ist vorzüglich abhängig von der Art und Weise, wie die leicht löslichen Nahrungsstoffe mit schwer löslichen oder mit ganz unlöslichen gemengt sind. Denn je länger in dem Speisebrei noch grössere ungelöste Stücke sich finden,

um so länger dauert der Aufenthalt desselben im Magen. Im Mittel beträgt diese Zeit $3^1/_2$ bis $4^1/_2$ Stunden.

Von Beaumont wurde an dem von ihm beobachteten Mann mit Magenfistel und ebenso später von Bidder und Schmidt an der von ihnen beobachteten Frau die Zeit bestimmt, welche verschiedene Speisen im Magen verweilen. So fand Beaumont für gekochten Reis, Schweinsfüsse und geschlagene Eier 1 Stunde, Forelle und Lachs $1^1/_2$ Stunde, Milch, Stockfisch, Brod, rohe Eier, Kohlsalat 2 St., Kartoffeln, Lammfleisch, Ochsenfleisch, gekochte Eier $2/^1_2$ — $2^3/_4$ St., Austern, Beefsteak, Schinken 3 St., Bratwürste, Bohnen, Hammelfleisch, Schweinefleisch, Kalbfleisch, Wildente $3^1/_2$ — 4 St. Schwer verdaulich sind die Hülsenfrüchte, weil in ihnen das Eiweiss (Legumin) und die Stärke in den festen Cellulosemembranen eingeschlossen ist. Die Verschiedenheit in der Verdaulichkeit der Fleischsorten rührt ohne Zweifel theils von der verschiedenen Festigkeit der elastischen Membranen der Muskelbündel, theils von der durch die Zubereitung erzeugten Beschaffenheit her.

§. 90. Chemische Producte der Magenverdauung.

Die leicht löslichen Modificationen, in welche der Magensaft die Eiweisskörper überführt, bezeichnet man als Peptone. In der Zusammensetzung der Peptone hat sich bis jetzt kein merklicher Unterschied auffinden lassen von der Zusammensetzung der Eiweisskörper, aus denen sie hervorgehen. Dagegen unterscheiden sie sich von diesen durchaus in ihren Löslichkeitsverhältnissen und in ihrem Verhalten gegen Reagentien. Die Peptone werden nach Lehmann nur durch Gerbsäure, Quecksilberchlorid und mit Ammoniak versetztes essigsaures Bleioxyd gefällt, während die andern Metallsalze, welche Eiweisslösungen leicht fällen, selbst Alaun und salpetersaures Silberoxyd, die Peptonlösungen unverändert lassen. Gegen concentrirte Salpetersäure und Blutlaugensalzlösung ist das Verhalten ein verschiedenes, was offenbar auf eine Verschiedenheit der Peptone hindeutet. Meissner hat darnach ein a-, b- und c-Pepton unterschieden: a-Pepton wird sowohl durch Salpetersäure als durch Blutlaugensalz gefällt, b-Pepton wird nur durch Blutlaugensalz, und zwar erst aus stark saurer Lösung gefällt, c-Pepton wird weder durch Blutlaugensalz noch durch Salpetersäure gefällt. Man muss nach diesem Verhalten der Peptone im Vergleich mit den Körpern, aus denen sie hervorgehen, schliessen, dass das in Säure gelöste Pepsin als ein Ferment wirkt, welches den Eiweisskörpern kein Atom nimmt oder zufügt, aber in der Gruppirung oder in der Innigkeit des Zusammenhängens der Atome solche Veränderungen hervorruft, dass die Albuminate dadurch ihr chemisches Verhalten wesentlich ändern.

Die Eiweisskörper gehen durch eine allmälige Umwandlung in diese Peptone über. Zunächst werden diejenigen Eiweisskörper, die in löslicher Modification mit dem Magensaft in Berührung kommen in die

unlösliche Modification übergeführt: das Caseïn gerinnt, das lösliche Eiweiss bleibt zwar in der sauren Flüssigkeit gelöst, aber es fällt bei Neutralisation derselben als ein unlösliches Pulver nieder. Bei der weiteren Einwirkung tritt dann sogleich eigentliches Pepton auf. Neben diesem sind aber noch zwei andere Körper im Magensaft gelöst aufgefunden worden, die sich von einander und von dem Pepton in ihrem Verhalten etwas unterscheiden, und die man als Metapepton und als Parapepton bezeichnete. Unter ihnen wird das Metapepton aus der sauren Verdauungsflüssigkeit durch Zusatz von mehr Säure gefällt, während das Pepton und Parapepton in Lösung bleiben. Das Metapepton ist entschieden ein Uebergangsproduct der Eiweisskörper in Peptone, denn es nimmt an Menge ab und verschwindet endlich ganz, wenn man den Magensaft länger einwirken lässt. Das Parapepton ist dadurch ausgezeichnet, dass es bei der Neutralisation der sauren Verdauungsflüssigkeit niederfällt, während Pepton und Metapepton in Lösung bleiben. Die Bedeutung des Parapeptons ist noch zweifelhaft, doch scheint dasselbe kein Uebergangsproduct der Albuminate in Pepton, sondern ein Nebenproduct bei der Entstehung der Peptone zu sein, da seine Menge bei der längeren Einwirkung des Magensaftes nicht ab- sondern zunimmt. Dieselbe Bedeutung ist wahrscheinlich dem übrigens nur bei der Verdauung des Caseïns entstehenden Dyspepton zuzuschreiben, das von selbst als feinflockiger Niederschlag zu Boden fällt, der in Wasser unlöslich ist, aber in mässig concentrirten Säuren gelöst werden kann.

Die Löslichkeitsverhältnisse des Peptons und der ihm verwandten Körper sind nach Obigem folgende: 1) Pepton ist in Wasser und in Säuren löslich, nur a-Pepton wird durch conc. Salpetersäure niedergeschlagen, 2) Metapepton ist in Wasser und verdünnten Säuren löslich, unlöslich aber in concentrirten Säuren, 3) Parapepton ist in Wasser unlöslich, aber löslich in verdünnten und concentrirten Säuren, 3) Dyspepton kann nur in mässig concentrirten Säuren gelöst werden. Metapepton ist aus seinen Lösungen nicht fällbar durch Alkohol, Parapepton wird durch Alkohol und Aether gefällt, Pepton ist erst in Alkohol von 83 Proc. unlöslich.

Die ersten Aufschlüsse über die Eigenschaften der Peptone verdanken wir Lehmann. Meissner, der das Metapepton, Parapepton und Dyspepton zuerst von den eigentlichen Peptonen trennte, hielt anfänglich das Metapepton und Parapepton beide für Nebenproducte der Peptone von der gleichen Bedeutung wie diese. Brücke wies dann nach, dass das Metapepton bei der Fortdauer der Verdauung sich verringere, und dass es also offenbar ein Uebergangsproduct von Albumin zu Pepton sei; Meissner schloss sich später dieser Ansicht an. Dagegen behauptet Brücke, dass Parapepton und Dyspepton bloss noch nicht umgewandeltes Eiweiss seien, und dass beide Körper daher ebenfalls mit der Zeit aus dem Verdauungsgemisch verschwinden; dem gegenüber fasst Meissner beide als Nebenproducte der Peptone auf und stützt sich dabei darauf, dass nach seinen Beobachtungen dieselben mit der Zeit nicht ab- sondern zunehmen. Neben den verschiedenen Peptonen und ihren Uebergangs- und Nebenproducten sah

Meissner bei der Verdauung der Eiweisskörper noch einige Extractivstoffe entstehen, deren einer die Reactionen des Tyrosin zeigte *).

§. 91. Künstliche Magenverdauung.

Um die Peptone und ihre Nebenproducte zur Untersuchung darzustellen, lässt man Magensaft ausserhalb des Körpers bei der Temperatur der innern Theile (34—38° C.) auf Albuminate einwirken. Statt des aus einer Fistel dem lebenden Thier entnommenen Magensaftes benützt man dabei zweckmässig einen künstlich, durch Mischen von Pepsin und Säure, bereiteten Magensaft, da sich dieser künstliche Magensaft leicht in Bezug auf seine Bestandtheile variiren und daher zur Feststellung der wirksamen Verdauungsstoffe sowie ihrer günstigsten Mischung verwenden lässt. Es ergibt sich aus diesen Versuchen, dass nur eine Mischung von Säure und Pepsin die Albuminate in Peptone überzuführen vermag. Säure allein löst zwar einzelne Albuminate, ändert aber nicht wesentlich ihre sonstige Beschaffenheit. Bei Gegenwart von Pepsin allein verfallen die Albuminate der Fäulniss. Jede Säure kann mit Pepsin als Verdauungsmittel dienen, aber die Wirksamkeit der einzelnen Säuren ist eine sehr verschiedene: obenan steht die Salzsäure, ihr zunächst die Milchsäure, weit unwirksamer zeigen sich Essigsäure, Schwefelsäure u. s. w. Die wirklich im Magensaft vorkommenden Säuren sind also für die Umwandlung in Peptone die günstigsten. Ein bestimmter Gehalt der Verdauungsflüssigkeit an Säure und an Pepsin äussert die grösste verdauende Kraft, d. h. bewirkt am schnellsten die Verwandlung in Peptone, diese Umwandlung geschieht langsamer nicht nur, wenn man Säure und Pepsin in geringerer, sondern auch wenn man sie in grösserer Menge zur Anwendung bringt. Doch verhalten sich die verschiedenen Eiweisskörper hierin etwas verschieden: frisches Blutfibrin verlangt z. B. nach Brücke 0,8 bis 1, coagulirtes Albumin 1,2 bis 1,6 Thle. Säure auf 1000 Thle. Verdauungsflüssigkeit. Vom Pepsin genügen im Allgemeinen minimale Quantitäten. Leim und leimgebende Substanz werden zwar allmälig in der Verdauungsflüssigkeit aufgelöst, aber ohne andere Veränderungen zu erfahren als in einer Säurelösung von der gleichen Concentration: beide werden also durch die Magenflüssigkeit zwar gelöst, aber nicht verdaut.

Eine künstliche Verdauungsflüssigkeit zum Zweck der Verdauung ausserhalb des Körpers wurde zuerst von Eberle dargestellt. Man bereitet sie jetzt allgemein so, dass man die Schleimhaut des Magens abpräparirt, einige Zeit in Wasser legt, dann durch Druck das in den Labdrüsen angehäufte Secret entfernt und mit etwas verdünnter Säure versetzt. Schon Eberle zeigte, dass weder verdünnte Säure noch der Auszug der Magenschleimhaut für sich, sondern nur beide zu-

*) Lehmann, a. a. O. Meissner, Ztschr. f. rat. Med., 3. R., Bd. 7., 8., 10. Brücke, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 37.

sammen eine verdauende Kraft äussern. Eberle glaubte aber noch, dass jedes Schleimhautsecret ebenso wie dasjenige des Magens wirken könne. Dies widerlegte erst Schwann, der dem Verdauungsferment den Namen Pepsin gab, und Wasmann that dar, dass nur das Secret der Labdrüsen des Magens, nicht der eigentliche Magenschleim dieses Verdauungsferment enthalte. Das gegenwärtig im Handel vorkommende Pepsin ist ein mit Amylum gemengtes Extract der Magenschleimhaut. Die Temperatur, bei welcher die Verdauung am schnellsten erfolgt, liegt bei künstlichen Verdauungsversuchen zwischen 35 und 45° C. Blondlot vertheidigte die Meinung, dass die verschiedensten Säuren und sogar saure Salze gleiche Verdauungskraft besässen; in dem wirklichen Magensaft hielt er das saure phosphorsaure Natron für das neben Pepsin wirksame Princip, indem er das Vorkommen freier Säure gänzlich leugnete. Lehmann wies jedoch nach, dass Salzsäure uud Milchsäure bei weitem alle übrigen Säuren an verdauender Kraft übertreffen.

Den günstigsten Säure- und Pepsingehalt für die Umwandlung der verschiedenen Eiweisskörper in Peptone hat Brücke zu ermitteln gesucht und dabei gefunden, dass ein gewisser, sehr mässiger Säuregehalt am günstigsten für die Umwandlung ist, während dieselbe durch einen kleinern oder grössern Säuregehalt verlangsamt wird. Mit dem Gehalt an Pepsin steigt anfangs die Lösungsgeschwindigkeit, erreicht aber sehr bald ein Maximum, von wo an eine weitere Steigerung des Pepsingehaltes wirkungslos ist. Das Pepsin wirkt übrigens in so grosser Verdünnung, dass ein Verdauungsgemisch, das nur $^1/_{60\cdot000}$ davon enthält, noch eine grosse Menge geronnenen Albumin's zu lösen vermag *).

C. Verdauung im Dünndarm.

§. 92. Structur der secernirenden Organe des Darms.

Die Schleimhaut des Dünndarms besitzt zwei Formen absondernder Drüsen. Ueber den ganzen Dünndarm verbreitet und in dicht gedrängter Stellung zwischen den zahlreichen Zotten finden sich die schlauchförmigen Lieberkühn'schen Drüsen. Auf den Zwölffingerdarm beschränkt sind die traubenförmigen Schleimdrüsen des Dünndarms, die sogenannten Brunner'schen Drüsen. Ausserdem ergiessen zwei grössere mit dem Verdauungscanal verbundene Drüsen ihr Secret in den Anfang des Dünndarms, die Bauchspeicheldrüse und die Leber.

Die Lieberkühn'schen Drüsen bilden die Hauptmasse der Dünndarmschleimhaut. Sie münden zwischen den Zotten, welche sie umstellen, auf der Schleimhautoberfläche. (Siehe Fig. 27, §. 103.) Jede Drüse besteht aus einer homogenen Haut, auf deren Innenfläche sich cylindrische oder rundliche Epithelzellen befinden, die an der Mündung continuirlich in die Epithelzellen der Schleimhautoberfläche und der Zotten übergehen. Die Lieberkühn'schen Drüsen gleichen daher voll-

*) Eberle, Physiologie der Verdauung, Würzburg, 1834. Wasmann, de digestione nonnulla, Berolin. 1839. Lehmann, Brücke, a. a. O.

ständig den in Fig. 23 abgebildeten Schleimdrüsen des Magens. Im Innern des Drüsenschlauchs sind die Zellen fortwährend in Zerfall begriffen und werden durch neue ersetzt. Man findet daher den Innenraum des Schlauchs innerhalb der Epithelschichte voll von einer körnigen Masse, die aus dem Zerfall der Drüsenzellen hervorgegangen ist. Zuweilen ist auch die ganze Drüse von dieser körnigen Masse erfüllt. Das blinde Ende des Schlauchs ist, gleich den schlauchförmigen Drüsen des Magens, von Bindegewebe und einer dünnen Muskelschichte umgeben. Die Haargefässe umwinden die Drüsenschläuche in ähnlicher Weise wie die Drüsenschläuche des Magens.

Die Brunner'schen Drüsen sind kleine traubenförmige Drüsen, ähnlich den acinösen Drüsen der Mundhöhle (Fig. 21), die in der submucösen Bindegewebsschichte der Schleimhaut des Duodenums liegen, und deren Ausführungsgänge ebenfalls zwischen den Zotten münden. Sie finden sich besonders reichlich im Anfang des Duodenums und werden weiter nach unten allmälig sparsamer. Ihre Beschaffenheit gleicht vollkommen derjenigen der acinösen Drüsen der Mundhöhle.

Die Bauchspeicheldrüse (das Pankreas) gleicht in ihrer Textur den Speicheldrüsen (Fig. 21). Die Drüsenbläschen sind von Epithelplättchen ausgekleidet und von einer Flüssigkeit erfüllt, in der sich zahlreiche Fettkörnchen suspendirt finden.

Am eigenthümlichsten ist der Bau der Leber, der grössten Drüse des Verdauungscanals. Sie ist zugleich bei weitem die gefässreichste Drüse, indem dreierlei Blutgefässe in ihre Zusammensetzung eingehen und einen wesentlichen Theil ihres Paremchyms bilden. Das hauptsächlichste der blutzuführenden Gefässe ist die Pfortader, die sich meistens dichotomisch spaltet und mit ihren letzten Zweigen die mit blossem Auge sichtbaren kleinen Leberinselchen oder Leberläppchen umkreist. Es sind immer je zwei Gefässchen A und B (Fig. 24), die sich gabelig theilen, um in der Mitte mit einander zu verschmelzen, und um nach innen und aussen ein Capillarnetz zu entsenden. In der Mitte einer jeden Leberinsel sammeln sich die Capillaren zu einem abführenden Gefässe C, das senkrecht zu dem Capillarnetz steht und eine Wurzel zu einer Lebervene bildet. Die Lebervenen sammeln sich aus diesen das Blut aus den Leberinseln abführenden Gefässen und treten zu den grösseren in die untere Hohlader einmündenden Venenstämmen zusammen. Die Leberarterie steht zu den eigenthümlichen Functionen der Leber grösstentheils nur in mittelbarer Beziehung; ihre Aeste verlaufen nämlich mit den Zweigen der Pfortader und der Gallengänge und bilden die Ernährungsgefässe für die Wandungen beider Ca-

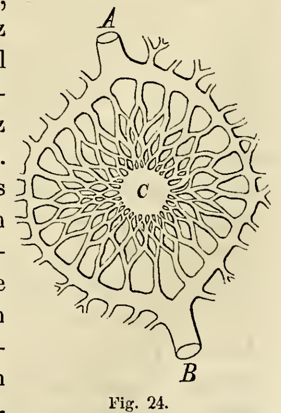


Fig. 24.

näle, andere gehen zum serösen Bauchfellüberzug der Leber. Die aus den Verzweigungen der Leberarterie hervorgehenden Venen münden jedoch in Pfortaderzweige ein, und es betheiligt sich dadurch auch das Leberarterienblut wenigstens theilweise an den Drüsenfunctionen der Leber, speciell an der Gallenabsonderung.

Das secernirende Parenchym der Leber besteht aus Zellen von der Form der Plattenepithelzellen. Sie besitzen eine zarte Hülle, die manchen auch fehlt, einen deutlichen Kern mit Kernkörperchen und einen weichen Inhalt mit zahlreichen Elementarkörnchen, Fetttröpfchen und braunen Pigmentkörnchen. Diese Zellen erfüllen dicht die sämmtlichen Zwischenräume der von der Pfortader gebildeten Gefässnetze (Fig. 25).

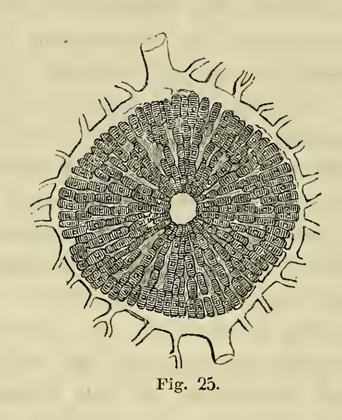


Fig. 25.

Hierdurch erhalten die Zellen eines jeden Leberinselchens eine regelmässige Anordnung, die der Anordnung der Gefässe vollkommen entspricht. Die Zellen bilden ein Netz, das alle Zwischenräume des Gefässnetzes ausfüllt. Die einzelnen Balken dieses Netzes sind in der Leber des erwachsenen Menschen nur von äusserst zarten Membranen umgeben, die mit den sie berührenden Membranen des Blutgefässnetzes meistens vollkommen verschmelzen. In der Leber der Embryonen und mancher Thiere dagegen sind diese eigenthümlichen, netzförmig anastomosirenden Drüsenmembranen nach Beale deutlich zu isoliren. Sie gehen in die Gallencanälchen über, als deren letzte Ausläufer sie demnach zu betrachten sind. Das secernirende Parenchym der Leber besteht somit aus netzförmig zusammenhängenden Drüsenschläuchen, deren Innenraum vollständig von Zellen epithelialer Natur angefüllt ist; erst in den eigentlichen Gallencanälen sind diese Zellen bloss auf die Wandung beschränkt, und in den grösseren Gallencanälen sind sie nicht mehr abgeplattet, sondern gehen in ein Epithel aus Cylinderzellen über. Dieses Netzwerk secernirenden Parenchyms ist nun innig verflochten mit einem Netzwerk feinster Gefässe, die sämmtlich schon als zuführende Gefässe venöses Blut enthalten, so dass das in den Lebervenen abfliessende Blut nach einander zwei Capillarkreisläufe durchwandert hat.

Man führt gewöhnlich auch die geschlossenen Follikel des Dünndarms, die sogenannten solitären und Peyer'schen Follikel, unter den Drüsen auf. Diese Gebilde sind jedoch keine secernirenden Organe, sondern ohne Zweifel elementare Lymphdrüsen. Wir werden sie daher nebst den übrigen auf die Resorption bezüglichen Structurverhältnissen des Dünndarms (dem Epithel, den Zotten und den Lymphgefässanfängen) bei der Aufsaugung betrachten. Siehe §. 104.

Die Streitigkeiten über die Structur der Leber, die man früher bald für eine acinöse bald für eine tubulöse Drüse hielt, in letzter Zeit aber gewöhnlich für ein Organ erklärte, in welchem die secernirenden Zellen unmittelbar die Gefässe umgeben sollten, sind erst durch die neuesten Untersuchungen von Beale ihrem Ende nahe gekommen. Nach ihnen muss man die Leber, wie dies schon vor langer Zeit E. H. Weber vermuthete, für eine tubulöse Drüse erklären, deren Drüsenröhren ein zusammenhängendes Netzwerk bilden, wobei aber zu bemerken ist, dass die selbständigen Wandungen dieser Drüsenröhren sehr zart sind und in der menschlichen Leber bald mit den Gefässwandungen untrennbar verschmelzen, daher für diese Zeit die Anschauung, welche das secernirende Parenchym als bloss aus zusammenhängenden Zellenbalken bestehend annahm, ihre Richtigkeit behält *). Wir ziehen hier die Leber nur in ihrer Function als gallenbereitendes Organ in Betracht, über ihre Function als blutveränderndes und zuckerbildendes Organ handeln wir bei der Betrachtung der Metamorphosen des Blutes bei seiner Bewegung durch die Organe.

§. 93. Der Darmsaft.

Das Secret der schlauchförmigen Drüsen des Darmcanals bezeichnet man als Darmsaft. Der Untersuchung dieses Saftes in reinem Zustand stehen bis jetzt nicht überwundene Schwierigkeiten entgegen, da sich theils die übrigen Dünndarmsecrete (Galle, Bauchspeichel), theils die Verdauungsflüssigkeiten aus dem Magen fast immer dem Darmsafte beimengen, theils aber auch dessen Gewinnung oft in pathologischen Fällen (bei Darmfisteln, aus doppelt unterbundenen Darmschlingen) geschieht, wo ein sicherer Schluss auf seine normale Beschaffenheit nicht zulässig ist. Es lässt sich daher nur aussagen, dass der Darmsaft eine zähe, schleimartige Flüssigkeit von stark alkalischer Reaction ist, die einen durch Alkohol und essigsaures Blei fällbaren Eiweisskörper enthält, und in der man bei Hunden und Kaninchen in verschiedenen Fällen 1,5 bis 4 Proc., beim Menschen in einem Fall 3,8 bis 7,4 Proc. fester Bestandtheile gefunden hat. In welcher Menge der Darmsaft abgesondert wird, ist bis jetzt unbekannt. Im Duodenum lässt er sich von dem Secret der Brunner'schen Drüsen nicht trennen, und im ganzen Dünndarm mischt sich ihm das abgestossene und zerfallende Epithel der Schleimhautoberfläche bei. Von dem letzteren rühren auch grösstentheils die

---

*) Man vergl. Gerlach's Handbuch der Gewebelehre und Beale in den philosophical transactions, 1856.

morphologischen Elemente her, die man im Darmsaft findet, nämlich Cylinderzellen und Schleimkörperchen.

Frerichs hat zuerst den Darmschleim von den übrigen Secreten des Dünndarms zu isoliren gesucht, indem er bei Hunden und Katzen, die längere Zeit gefastet hatten, und bei denen der Darm also leer war, Dünndarmstücke unterband und nach einiger Zeit öffnete, um die angesammelte Flüssigkeit zu entleeren. Der so erhaltene Darmsaft war jedoch wahrscheinlich mit pathologischem Exsudat gemischt, denn Zander erhielt später nach derselben Methode nur wenige Tropfen Secret, und der von Frerichs gesammelte Saft enthielt einen durch Kochen gerinnenden Eiweisskörper, der in dem aus Fisteln ausfliessenden Saft nicht vorkommt. Letzteren gewannen Bidder und Schmidt aus bei Hunden angelegten Darmfisteln, Busch erhielt denselben aus einer zufällig entstandenen Darmfistel beim Menschen.

§. 94. Verdauung durch den Darmsaft.

Der Darmsaft hat die Fähigkeit, Stärkmehl in Zucker umzuwandeln, und er besizt ausserdem ein Lösungsvermögen für Albuminate. Die Fähigkeit der Stärkeumwandlung ist ziemlich bedeutend, sehr schwach dagegen die lösende Einwirkung auf Eiweiss. Deutlicher ist die letztere nur bei Carnivoren zu beobachten, während sie bei den Pflanzenfressern entweder ganz zu fehlen oder sehr unbedeutend zu sein scheint.

Das Vermögen, Stärke in Zucker umzuwandeln, hat schon Frerichs an dem von ihm gewonnenen Darmsaft nachgewiesen, und Busch hat dasselbe für den menschlichen Darmsaft bestätigt. Nach Letzterem waren z. B. von trockener Stärke in kurzer Zeit 63,5 Proc. vom menschlichen Darmsaft als Zucker gelöst worden. Rohrzucker wird aber durch denselben nicht in Traubenzucker umgewandelt. Dagegen leugnete Frerichs das Lösungsvermögen für Albuminate. Dies hat Zander unter Bidder's und Schmidt's Leitung bei Fleischfressern unzweifelhaft dargethan, indem er den Darm unterhalb des Pylorus unterband und dann in das untere Darmstück gewogene Mengen Eiweiss in Tüllsäckchen eingenäht einbrachte, nach einigen Stunden die Thiere tödtete und die Tüllsäckchen wieder wog. Nach 5—6 Stunden waren 93—95 Proc. der festen Bestandtheile des Albumin verschwunden. Viel geringer scheint nach Busch's Beobachtungen das Lösungsvermögen des menschlichen Darmsaftes für Eiweiss zu sein. Eiweiss, Fleisch hatten, nachdem sie in Tüllbeutelchen eingeschlossen mehrere Stunden im Darm verweilt hatten, an festen Bestandtheilen abgenommen, übrigens in sehr wechselndem Verhältnisse, z. B. erst um 35 Proc. in $6^1/_2$ St., dann bloss um 6,5 Proc. in $5^1/_4$ St. Für die wirkliche Umwandlung in resorptionsfähige Peptone führt Busch an, dass seine Patientin durch Einbringung von Nahrung in das untere Darmstück sichtlich an Kräften zunahm. Der in dem Darmsaft enthaltene Eiweisskörper wird ohne Zweifel ähnlich dem Pepsin als Ferment wirken. Wie aber die Peptone, die er erzeugt, sich verhalten, ist noch gänzlich unbekannt. Bemerkenswerth ist übrigens, dass der Darmsaft nicht gleich dem Magensaft die faulige Gährung der Eiweisskörper hindert, sondern dass stets die nach der Verdauung zurückgebliebenen Reste in fauliger Zersetzung befindlich sind. Der

Darmsaft der Pflanzenfresser, z. B. der Kaninchen, soll nach Funke und nach Kölliker und Müller nicht lösend auf Eiweisskörper wirken*).

§. 95. Der Bauchspeichel.

Der Bauchspeichel oder pankreatische Saft ist eine klare, farblose, ziemlich zähe und stark alkalische Flüssigkeit. Er enthält einen Eiweisskörper, der durch Hitze, Mineralsäuren, Essigsäure und Alkohol gerinnt, sich also dem eigentlichen Albumin sehr ähnlich verhält, von diesem sich jedoch dadurch unterscheidet, dass der durch Alkohol erzeugte Niederschlag in Wasser löslich ist. Man hat diesen Eiweisskörper wegen seines eigenthümlichen Verhaltens als Pankreatin bezeichnet. Ausserdem enthält der Bauchspeichel, wie die Drüsensubstanz selbst, Leucin, in Alkohol lösliche Extractivstoffe, Fett in geringer Menge. Unter den anorganischen Bestandtheilen überwiegt das Chlornatrium. Die Gesammtmenge der festen Bestandtheile wechselt sehr und ist abhängig von der Menge abgesonderten Secretes, indem der Saft um so verdünnter ist, je mehr von demselben in einer gegebenen Zeit secernirt wird. Nach den Beobachtungen von Ludwig und Weinmann an permanent angelegten Bauchspeichelfisteln beim Hunde kommen auf 1 Kilogr. Körpergewicht 35 Gramme pankreatischen Saftes in 24 Stunden mit 1,5 bis 5 Proc. fester Bestandtheile. Dagegen erhielten Bidder und Schmidt in achtstündiger Beobachtung aus einer bloss temporären Fistel beim Hunde eine Menge, die nur 2,3 Grammen in 24 Stunden auf 1 Kilogr. Körpergewicht entspricht, aber mit 10 Proc. fester Bestandtheile.

Die Absonderung des Bauchspeichels steht in directer Beziehung zur Aufnahme von Nahrung. Wenige Minuten nach der Aufnahme von Wasser und $^1/_4$ bis $^1/_2$ Stunde nach dem Genuss fester Nahrung erreicht die Absonderung schon das Maximum ihrer Geschwindigkeit. Sie betrug nach Weinmann bei einem Hunde in der ersten Stunde nach der Aufnahme reichlicher Nahrung 97,8 Gramme, nach 45stündigem Hungern in derselben Zeit 0,48 Gramme.

Man gewinnt den Bauchspeichel entweder aus einer temporären oder, seit Ludwig, aus einer permanenten Fistel des Wirsung'schen Ganges. Im ersten Fall wurde stets eine viel geringere Menge eines dickflüssigeren, an festen Bestandtheilen reicheren Secretes erhalten. Man darf vermuthen, dass der aus permanenten Fisteln erhaltene Saft am meisten der normalen Secretion sich annähert, obgleich die Frage, welches der nach den zwei verschiedenen Methoden gewonnenen Secrete das normale sei, noch nicht sicher entschieden ist. Gibt man dem aus permanenten Fisteln erhaltenen Safte den Vorzug, so muss man anneh-

---

*) Frerichs, Art. Verdauung. Zander, de succo enterico, dissert. Dorpat 1850. Bidder und Schmidt, die Verdauungssäfte und der Stoffwechsel. Busch, Virchow's Archiv f. patholog. Anatomie, Bd. 14. Funke, Physiologie, Bd. 1.

men, dass die Eröffnung der Unterleibshöhle, wie sie zur temporären Gewinnung erforderlich ist, die Wassersecretion durch die Drüse hemmt. Bevorzugt man aber den aus temporären Fisteln erhaltenen Saft, so muss man voraussetzen, dass die Veränderung der Ernährung durch Ablenkung des Saftes nach aussen, wie solches die permanente Fistel voraussetzt, die Secretion verändere. Mit der geringen Absonderungsgrösse während des Hungerns stimmt es überein, dass, wie Bernard zuerst beobachtete, die Drüse während der Verdauungszeit sich röthet.

Es steht zu vermuthen, dass es für die Bauchspeicheldrüse ähnlich wie für die Mundspeicheldrüsen besondere Secretionsnerven gibt, vielleicht kommt diese Rolle dem Vagus zu. Jedenfalls verhält sich derselbe der Bauchspeicheldrüse gegenüber eigenthümlich, indem Reizung des centralen Stumpfes vom durchschnittenen Vagus die Secretion hemmt, daher dieselbe auch während des Erbrechens sistirt ist.

Nach C. Schmidt enthält in 1000 Theilen:

	1. Der Saft einer permanenten Fistel.	2. Der Saft einer temporären Fistel.
Wasser	980,45	900,76
Feste Stoffe	10,55	99,24
Pankreatin	12,71	90,44
Salze	6,84	8,80

Die Salze sind Natron, Kalk und Bittererde an Pankreatin gebunden, Chlornatrium, Chlorkalium, phosphors. Kalk und Bittererde, dreibas. phosphors. Natron *).

§. 96. Verdauung durch den Bauchspeichel.

Dem pankreatischen Safte werden drei Verdauungsfunctionen zugeschrieben: 1) die Umwandlung von Stärkmehl in Zucker, 2) die feine Vertheilung und theilweise chemische Zerlegung der Fette, und 3) die Umwandlung von Eiweisskörpern in Peptone.

Das Vermögen, Stärkmehl in Zucker umzuwandeln, besitzt der Bauchspeichel in höherem Grade als der Mundspeichel. Durch Zutritt von Magensaft oder Galle wird dasselbe nicht beeinträchtigt. Man darf daher annehmen, dass der Bauchspeichel das hauptsächlichste Zuckerbildungsmittel aus Stärke ist.

Auf Fette wirkt der Bauchspeichel sowohl mechanisch als chemisch ein. Mit flüssigem Fett geschüttelt, führt er dieses in eine Emulsion über, die beim Stehen nicht wieder verschwindet; er zerlegt ausserdem einen Theil des Fetts in Fettsäure und Glycerin, von denen die erstere bei Vorhandensein von freiem Alkali in der Flüssigkeit sich mit diesem zu einer Seife verbindet. Ob der Bauchspeichel diese Wirkung auch im Organismus ausübt und dadurch wesentliches Verdauungsmittel der Fette wird, ist noch streitig. Während Bernard behauptet,

*) Bidder und Schmidt, die Verdauungssäfte und der Stoffwechsel. Schmidt, Ann. der Chemie u. Pharm., Bd. 92. A. Weinmann, Zeitschr. f. rat Medicin, N. F. Bd. 3. Ludwig, Lehrb. der Physiologie, Bd. 2.

nach Absperrung des Bauchspeichels vom Darm durch Unterbindung des pankreatischen Gangs trete kein Fett mehr in die aufsaugenden Chylusgefässe über, fanden Schiff, sowie Colin und Bérard, dass sogar nach Exstirpation des Pankreas die Fette in nicht merklich verminderter Menge verdaut werden. In den Fällen aber, wo beim Menschen das Pankreas degenerirt war, hat man bald Abmagerung und mangelnde Fettverdauung, bald keinerlei Störung dieser Art beobachtet. Nach diesen Thatsachen scheint es zweiffellos, dass der pankreatische Saft jedenfalls nicht das ausschliessliche Mittel der Fettverdauung ist. Dagegen ist es anderseits wahrscheinlich, dass er neben den andern Secreten, der Galle und dem Darmsaft, allerdings einen Einfluss auf die Fettverdauung besitzt, indem er theils die Fette in feine Emulsionen überführt und dadurch unmittelbar zur Resorption geeignet macht, theils dieselben in Fettsäure und Glycerin zerlegt. Da jedoch letztere Zerlegung nur in alkalischen Flüssigkeiten vor sich gehen kann, so ist sie auch nur in den untern Dünndarmpartieen anzunehmen, indem in den oberen der Chymus durch den übertretenden Magensaft noch eine sauere Beschaffenheit besitzt.

Die Versuche Bernard's mit Unterbindung des pankreatischen Gangs sind von Frerichs, Bidder und Schmidt, Lenz u. A. mit dem entgegengesetzten Erfolg wiederholt worden. Bernard hat dagegen eingewandt, dass in den Versuchen seiner Gegner einerseits ein zweiter kleinerer, pankreatischer Gang und anderseits eine Anzahl kleiner Drüsen in der Darmwand (s. g. Nebenpankreas) übersehen worden seien. Von dem ersteren Einwurf sind jedoch die Versuche mit Exstirpation des Pankreas frei, ebenso andere Versuchsreihen von Colin und Bérard, in welchen diese bei Hunden beide Ausführungsgänge unterbanden oder bei Rindern eine Fistel des pankreatischen Gangs anlegten und die Abwesenheit eines zweiten Gangs constatirten, trotzdem aber den Uebertritt von Fett in den Chylus des Milchbrustgangs nachwiesen. Ein vorhandenes Nebenpankreas würde bei seiner Kleinheit nicht erklären, wie die Fettverdauung nach Unterbindung der pankreatischen Gänge fast ungestört von statten gehn kann. Diejenigen, welche die fettverdauende Wirkung des Bauchspeichels ganz negiren, legen auf die mechanische und chemische Wirkung, die man mit ihm ausserhalb des Organismus ausüben kann, desshalb kein Gewicht, weil sie behaupten, in denjenigen Darmtheilen, in welchen eine chemische Zerlegung der Fette stattfinden könne, existire überhaupt wenig Bauchspeichel mehr, ob aber die emulsirende Wirkung, die man durch Schütteln ausübe, auch im Darm entstehe, sei fraglich. Was übrigens jene chemische Zerlegung in Fettsäure und Fettbasis betrifft, die man unzweifelhaft mit reinem Bauchspeichel ausüben kann, so beruht dieselbe nicht, wie man früher oft geglaubt hat, auf einer Verseifung, d. h. auf unmittelbarem Binden an freies Alkali, sondern es wird zunächst die Fettsäure frei und ist z. B. bei der Einwirkung von Bauchspeichel auf Butter schon durch den Buttersäuregeruch nachzuweisen. Auch dieses Trennen von Fettsäure und Fettbasis lässt sich nur auf eine Fermentwirkung zurückführen.

Die Eiweisskörper werden durch den Bauchspeichel verdaut und in die nämlichen löslichen Peptone übergeführt, die der Magensaft aus

ihnen bildet. Dabei scheint die noch im Duodenum der Fleischfresser vorhandene freie Säure insofern begünstigend zu wirken, als sie die faulige Zersetzung der Eiweisskörper hindert, während, wenn der Bauchspeichel in alkalischer Flüssigkeit auf diese einwirkt, neben der Peptonbildung stets zugleich Fäulniss eintritt. Diese letztere findet ohne Zweifel auch im Organismus neben der Verdauung in den weiter nach unten gelegenen Theilen des Dünndarms statt. Die Fähigkeit Eiweiss zu verdauen kommt jedoch dem pankreatischen Secret nur während der im Magen und Darm stattfindenden Verdauung zu. Der Verdauungsprocess selber ertheilt also dem Bauchspeichel erst eine solche Beschaffenheit, dass er zur Ueberführung der Eiweisskörper in Peptone geeignet wird.

Dass der Bauchspeichel Eiweiss verdaue wurde zuerst von Bernard behauptet. Nach seiner Ansicht aber sollte nur der Bauchspeichel im Verein mit der Galle die eiweissverdauende Kraft besitzen, indem die vom Magensaft gelösten Eiweisskörper die Galle niederschlagen und der pankreatische Saft wieder auflösen, die vom Magensaft nicht gelösten Eiweisskörper aber Galle und Bauchspeichel gemeinschaftlich lösen sollten. Erst Corvisart bewies hauptsächlich durch künstliche mit Pankreasinfus oder mit dem aus Pankreasfisteln gewonnenen Safte angestellte Verdauungsversuche, dass der Bauchspeichel allein die Fähigkeit besitze Eiweisskörper zu verdauen und in lösliche Peptone überzuführen. Zugleich fand Corvisart jedoch, dass die Gegenwart von Pepsin die Wirksamkeit des Pankreatins störe; trotzdem glaubt er, dass der Pankreassaft im Organismus seine verdauende Wirkung ausübe, da das Pepsin theils im Magen sich zersetze, theils durch die Beimischung der Galle seine Wirksamkeit einbüsse. Meissner hat endlich die von Schiff und Corvisart bestätigte Entdeckung gemacht, dass nur das Pankreassecret von in Verdauung begriffenen Thieren Eiweisskörper zu lösen vermöge, und dass diese Lösung ohne Fäulniss erfolge, so lange sie in einer sauren Flüssigkeit vor sich gehe. Hieraus erklären sich ohne Zweifel die widersprechenden Beobachtungen von Keferstein und Hallwachs und von Andern, welche die eiweissverdauende Wirkung des Bauchspeichels ganz leugneten. Auf die Thatsache, dass der Bauchspeichel nur während der Verdauungszeit eiweissverdauende Kraft besitzt, hat Schiff die Hypothese gegründet, das Pankreas werde durch vom Magen und Darm aus resorbirte Verdauungsproducte gleichsam geladen, diese in ihm sich ablagernden Verdauungsproducte erst ertheilten seinem Secret die geeignete Beschaffenheit. Auch hier hält Schiff das Dextrin für eines der vorzüglichsten Ladungsmittel.

Der wirksame Bestandtheil des Bauchspeichels, welcher sowohl die Umwandlung von Stärke in Zucker als die Eiweissverdauung als auch theilweise wenigstens die Fettverdauung bewirkt, ist das Pankreatin, das übrigens, wie die letzterwähnten Erscheinungen lehren, wahrscheinlich von wechselnder Zusammensetzung und daher von wechselnder Wirksamkeit ist. Löst man das durch Alkohol aus dem Bauchspeichel niedergeschlagene Pankreatin in Wasser, so kann man mit dieser Lösung sowohl die Umwandlung von Stärke in Zucker als nach Corvisart die Umwandlung der Eiweisskörper in Peptone bewirken. *)

---

*) Bernard, mém. sur le pancréas et sur le rôle du suc pancréatique, Paris 1856. Frerichs, Art. Verdauung. Bidder und Schmidt, die Verdau-

§. 97. Die Galle.

Die Galle ist im frischen und unvermischten Zustand eine klare dunkelgelbe oder grüne Flüssigkeit von bitterm Geschmack, eigenthümlichem Geruch und neutraler Reaction. Ihr specifisches Gewicht beträgt im Mittel 1,03. Die wichtigsten Bestandtheile der Galle sind: die gepaarten Gallensäuren, die Gallenfarbstoffe, das Cholestearin, Fette (Palmitin und Oleïn), Seifen (palmitin- und ölsaure Alkalien) und unorganische Stoffe, nämlich theils Alkalien, die an die Gallensäuren und Fettsäuren gebunden sind, besonders Natron, theils Salze, unter ihnen in grösster Menge Chlornatrium, ausserdem geringe Quantitäten von phosphorsaurem und kohlensaurem Natron, phosphorsaurem Kalk und Bittererde, sowie Spuren von Eisen und Mangan. In der Galle, die sich in der Gallenblase angesammelt hat, findet sich als Beimengung immer auch Schleim, welcher der Galle eine zähere Beschaffenheit ertheilt und ihre Reaction aus einer neutralen in eine alkalische umwandelt.

Unter den aufgeführten Bestandtheilen sind die gepaarten Gallensäuren die wichtigsten; ihre Menge allein beträgt etwa 70 Proc. der festen Bestandtheile. Sie finden sich in der Galle in der Form von Natronsalzen. Die Menschengalle enthält vorwiegend taurocholsaures, sehr wenig glykocholsaures Natron. Im Ganzen scheint bei den Fleischfressern die Taurocholsäure, bei den Pflanzenfressern die Glykocholsäure zu überwiegen. Unter Umständen treten in der Galle von selbst jene Zersetzungsproducte der gepaarten Gallensäuren auf, die man bei deren Behandlung mit Mineralsäuren erhält, nämlich Cholsäure, Taurin, Choloidinsäure und Dyslysin. In die beiden letzteren Umwandlungsproducte geht die Cholsäure auch im Darm allmälig über. Der Farbstoffe enthält die Galle zwei, nämlich das Biliphäin (auch Cholepyrrhin) und das Biliverdin. Ersteres ist ein brauner, letzteres ein grüner Farbstoff. Das Biliphäin bildet rein dargestellt nach Brücke rothe Krystalle, die in ihren Eigenschaften dem so genannten Hämatoidin verwandt sind; das Biliphäin wandelt sich nach kurzem Stehen an der Luft oder nach längerem Aufenthalt der Galle in der Blase in Biliverdin um, daher z. B. die in den Lebergängen meist braungelbe Menschengalle in der Blase nach einiger Zeit eine grüne Farbe bekommt. Das Cholestearin ist in der normalen Galle nur in sehr geringer Menge enthalten und wird hier von der Taurocholsäure gelöst gehalten, seine massenhaftere Erzeugung gibt am häufigsten Veranlassung zu Concrementbildungen in der Gallenblase, die dann gewöhnlich theils mit phosphorsaurem Kalk theils mit den zuweilen an Kalk gebundenen Farbstoffen gemengt sind.

---

ungssäfte und der Stoffwechsel. Weinmann, Zeitschrift f. rat. Medicin, N. F., Bd. 3. Corvisart, ebend. 3. R., Bd. 7. Meissner, ebend. Schiff, Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre, Bd. 2.

Die Gesammtmenge der festen Gallenbestandtheile ist etwas veränderlich. Bidder und Schmidt fanden in dem frischen Lebersecret von Hunden, Katzen und Schafen, welches aus Gallenfisteln gewonnen wurde, im Mittel nur 5 Proc. fester Bestandtheile. Bei längerem Aufenthalt in der Gallenblase stieg diese Grösse auf 8—20 Proc. Demgemäss ist wahrscheinlich auch der Gehalt der Menschengalle an festen Bestandtheilen, der von Frerichs und Gorup-Besanez bei Enthaupteten zu 9—14 Proc. gefunden wurde, für das unmittelbar aus der Leber kommende Secret etwas niedriger anzunehmen. Ohne Zweifel findet sonach bei längerem Aufenthalt in der Gallenblase durch die Gefässe der letzteren eine Resorption von Wasser statt.

Wir geben im Folgenden eine Analyse der Blasengalle eines enthaupteten 49jährigen Mannes nach Gorup-Besanez:

Wasser	822,7
Feste Stoffe	177,3
Gallensaure Alkalien	107,9
Fett und Cholestearin	47,3
Schleim mit Farbstoff	22,1
Salze	10,8
	1000,0

Unter den Aschenbestandtheilen überwiegt bedeutend das Natron (36 proc.) und das Kochsalz (27 proc.).

Eine Lösung eingedickter Galle in conc. Schwefelsäure zeigt nach Pflüger Fluorescenz: sie erscheint im durchfallenden Lichte dunkelroth, im auffallenden grün. Setzt man Zucker und conc. Schwefelsäure zu Galle, so entsteht eine tiefrothe Färbung (Pettenkofer'sche Reaction), die von den Gallensäuren herrührt, daher auch diese Reaction mit reiner Gallensäure gelingt. Setzt man tropfenweise zur Galle von einer Salpetersäure, die salpetrige Säure enthält, so entsteht ein Farbenwechsel von Grün in Blau, Violett, Roth und Gelb. Diese Reaction ist von der Gegenwart des Biliphäin abhängig. Die Gallensäuren lenken nach Hoppe in ihren Lösungen den polarisirten Lichtstrahl nach rechts ab, eine Lösung des Cholestearin lenkt ihn nach links ab.

Die beiden Farbstoffe, das Biliphäin und Biliverdin, hat Brücke durch Chloroform von einander getrennt. Das Biliphäin löst sich in Chloroform, verdampft man die Lösung und nimmt sie dann in Alkohol auf, so scheidet sich der Farbstoff aus letzterem in Krystallen ab.

Ueber die Bereitung der Galle aus dem Leberblut vergl. die Physiologie des Blutes, bei welcher auch die Bedeutung der Gallenabsonderung für den Stoffwechsel nachzusehen ist *).

Die Absonderung der Galle geschieht stetig, aber mit einer je nach der Zeit der vorausgegangenen Nahrungsaufnahme, sowie der Quan-

*) Zur Chemie der Galle vergl. Lehmann, physiolog. Chemie, Bd. 2. v. Gorup-Besanez, physiolog. Chemie. Frerichs, Art. Verdauung. Pflüger, allgem. med. Centralzeitung, 1860. Hoppe, Arch. f. path. Anatomie, Bd. 12. Brücke, Wiener Sitzungsber., Bd. 35.

tität und Qualität der Nahrung wechselnden Intensität. Bidder und Schmidt berechnen die tägliche Absonderungsmenge bei der Katze auf 14,5, beim Hunde auf 20 Gramme für 1 Kilogr. Körpergewicht. Kölliker und Müller fanden beim Hund eine etwas grössere Absonderungsmenge, nämlich 26 bis 53 Gramme für 1 Kilogr. täglich. Nimmt man hiernach für den Hund im Mittel 30 Gramme auf 1 Kilogr. an, so wäre die tägliche Absonderungsmenge eines Menschen von 60 Kilogr. Körpergewicht auf etwa 1800 Gramme zu schätzen.

Die Absonderungsintensität wächst langsam nach aufgenommener Nahrung und erreicht erst in der 4. bis 8. Stunde nach der Nahrungsaufnahme ihr Maximum. Sie vermindert sich dann wieder sehr allmälig, so dass die Wirkung einer reichlichen Nahrungsaufnahme erst nach ungefähr 16 Stunden verschwunden ist. Reichliches Trinken vermehrt die Gallenmenge, deren Absonderung etwa 1 Stunde lang zu steigen pflegt und dann wieder sinkt; es wird dabei aber meistens die Galle um so viel verdünnter, dass die Menge der abgesonderten festen Gallenbestandtheile nicht zunimmt. Rücksichtlich des Einflusses der Qualität der Nahrung hat man beobachtet, dass bei reichlicher Fleischkost am meisten Galle abgesondert wird, während hingegen spärlicher Fleischgenuss und reichliche Fettzufuhr, ebenso der Genuss stärkmehlreicher Nahrung, z. B. von Brod, die Absonderung abnehmen lässt.

Zur näheren Untersuchung der Absonderungsverhältnisse der Galle benützt man seit Schwann künstlich angelegte Gallenblasenfisteln. Die Bauchhöhle wird zu diesem Zweck in der linea alba eröffnet, der ductus choledochus nahe am Darm und nahe an der Blase unterbunden und dann der Grund der Gallenblase in die Wunde hereingezogen, eröffnet und nach Einlegung einer Canüle mit der Wunde verheilt. Sehr häufig gehen jedoch in Folge dieser Operation die Thiere zu Grunde.

Sorgfältige Bestimmungen über die Gallenabsonderung und ihre Abhängigkeit von der Nahrungsaufnahme verdanken wir Bidder und Schmidt, Nasse, Arnold, Kölliker und Müller. Ueber die Zeit, wann nach aufgenommener Nahrung die Secretion ihr Maximum erreicht, differiren etwas die Angaben. Während nach Bidder und Schmidt bei Hunden die Absonderung nach $13^1/_2$ bis $15^1/_2$ Stunden auf ihr Maximum gekommen ist, fanden Kölliker und Müller dasselbe höchstens in der 8. Stunde bereits erreicht. Welchen Gang die Absonderung nach aufgenommener Nahrung einhält, zeigt folgende Versuchsreihe von Bidder und Schmidt an der Katze:

Zeit nach der Nahrungsaufnahme.	Galle auf 1 Kilogr. Thier.
2. Stunde	0,492 grm.
4. „	0,629 „
6. „	0,750 „
8. „	0,825 „
10. „	0,850 „

Hiernach nimmt bei der Katze ziemlich gleichmässig die Gallenmenge stündlich um 0,045 grm. zu, von der 10. Stunde an nimmt sie dann ebenso gleichmässig stündlich um 0,028 grm. ab bis zur 24. Stunde. Direct beobachtet wurde nach

24 Stunden noch eine Gallenmenge von 0,410 grm. Nach mehrtägigem Fasten sank dieselbe noch weiter bis auf 0,094 grm. *)

Ein directer Nerveneinfluss auf die Secretion der Galle ist noch nicht nachgewiesen. Reizung oder Durchschneidung des Vagus ist nach Heidenhain ohne Wirkung **).

§. 98. Verdauung durch die Galle.

Die Verdauungsfunction der Galle ist eine doppelte. Sie besitzt zunächst, wie Nasse nachgewiesen hat, die Fähigkeit Stärke in Zucker umzuwandeln. Da jedoch diese Fähigkeit der Galle nur in sehr beschränktem Maasse, der Galle mancher Thiere vielleicht gar nicht zukommt, so ist für sie bei dem hohen Umwandlungsvermögen anderer Secrete, namentlich des Bauch- und Mundspeichels, die Zuckerbildung aus Stärke jedenfalls eine höchst untergeordnete Function. Dagegen ist die Galle das wichtigste Verdauungsmittel der Fette. Die letztere Function ist dadurch erwiesen, dass bei Ausschluss der Galle vom Darm das in der Nahrung aufgenommene Fett in weit grösserer Menge als im normalen Zustand unresorbirt den Darm wieder verlässt, und dass der unter diesen Umständen aufgesaugte Chylus sehr arm an Fett ist. Wie aber die Galle als Resorptionsmittel der Fette diene, lässt sich bis jetzt nicht mit Sicherheit entscheiden. Doch ist im höchsten Grad wahrscheinlich, dass ihre Wirkung im Wesentlichen mechanischer und nicht chemischer Art ist. Es ist festgestellt, dass Galle leicht mit flüssigem Fett sich mischt, und dass das Fett in dieser Mischung eine feuchte Membran endosmotisch durchdringt, während diese sonst für dasselbe fast impermeabel ist; ebenso tauschen Galle und Oel, wenn sie durch eine feuchte Membran getrennt sind, leicht endosmotisch sich aus. Aus diesem Verhalten der Galle kann als sehr wahrscheinlich erschlossen werden, dass dieselbe durch ihre Mischbarkeit mit Fett sowohl als mit wässerigen Lösungen den endosmotischen Durchtritt der Fette durch die Poren der aufsaugenden Darmwandung ermöglicht. Doch hört bei Abschluss der Galle vom Darm die Fettresorption keineswegs gänzlich auf, sondern sie dauert, wenn gleich in viel beschränkterem Maasse fort. Eine Nebenfunction der Galle besteht vielleicht noch darin, dass sie bis zu einem gewissen Grade die faulige Zersetzung des Darminhaltes beschränkt, wie aus der ungewöhnlich starken Fäulniss, welche bei Abschluss der Galle vom Darmkanal in diesem eintritt, zu schliessen

*) Bidder und Schmidt, Verdauungssäfte und Stoffwechsel Nasse, de bilis quotidie a cane secreta copia, Marb. 1851. Arnold, zur Physiologie der Galle, Mannheim 1854. Kölliker und Müller, Würzburger Verhandlungen Bd. 5.

**) Heidenhain, Studien des physiol. Instituts zu Breslau, Heft 2.

ist. Uebrigens ist diese antiseptische Wirkung nur eine beschränkte, und ihre Ursache ist nicht näher ermittelt.

Das Verhalten der Galle gegen Zucker zeigt nach Nasse bei den Thieren manche Verschiedenheiten. So vermag nach ihm Schweinsgalle nur rohes, aber kein gekochtes Stärkmehl in Zucker umzuwandeln, während hingegen Ochsengalle das rohe Stärkmehl unverändert lässt, aber den Stärkekleister in Zuckerlösung überführt. Die wirksamen Bestandtheile sind hierbei die Gallensäuren, deren Lösungen für sich die gleiche Eigenschaft besitzen.

Den Einfluss der Galle auf die Fettverdauung wiesen zuerst Brodie und Tiedemann und Gmelin nach, indem sie zeigten, dass nach Unterbindung des ductus choledochus kein weisser sondern nur ein durchsichtiger (also fettfreier) Chylus gebildet werde. Dem hieraus gezogenen Schluss, dass die Galle zur Fettverdauung unerlässlich sei, traten Einige bei und Andere entgegen. Namentlich zeigte Lenz durch die Analyse des aufgesaugten Chylus, dass allerdings nach Abschluss der Galle noch Fett resorbirt werden kann. Hiernach steht fest, dass die Galle nicht das einzige Verdauungsmittel der Fette ist Dass sie aber als solches eine sehr wichtige Rolle spielt, haben Bidder und Schmidt dargethan. Sie fanden, dass der Chylus nach Abschluss der Galle vom Darm im Mittel nur noch 0,2 proc. Fett führt, während sein normaler Fettgehalt 3,2 proc. beträgt; entsprechend nahm der Fettgehalt der Excremente zu. Doch kann die Galle diese Wirkung weder als einfaches Lösungsmittel der Fette noch dadurch, dass sie dieselben fein vertheilt, ausüben, weil thatsächlich dieselbe zwar Fettsäuren aber keine neutralen Fette löst, und weil sie mit Fetten geschüttelt keine bleibende Emulsion bildet. Da alle diese Erklärungsversuche der Gallenwirkung scheiterten, so waren desshalb Manche, wie Frerichs, geneigt, ihre Function der Fettverdauung überhaupt in Zweifel zu ziehen. Endosmotische Experimente, welche im Stande sind die Art, wie die Galle als Verdauungsmittel der Fette wirkt, aufzuklären, hat erst von Wistinghausen unter Bidder's und Schmidt's Leitung angestellt. Er zeigte insbesondere, dass es die gallensauren Alkalien sind, welche die Diffusionsfähigkeit der flüssigen Fette durch thierische Membranen erhöhen. Zwischen Oel und einer Lösung von glykocholsaurem Natron fand z. B. ein sehr reichlicher endosmotischer Austausch statt. Aus diesen Versuchen ergibt sich zugleich, dass die Galle nicht, wie man früher oft geglaubt hatte, durch eine Emulsionirung der Fette deren Verdauung ermöglicht. Die Eigenschaft Fette in Emulsion zu bringen besitzt sie überdies in viel geringerem Grade als der Bauchspeichel, es würde sich also hieraus die bedeutende Störung in der Fettverdauung nach Unterbindung des ductus choledochus nicht erklären lassen.

Die Eigenschaft der Galle, den durch den Magensaft sauren Chymus alkalisch zu machen, die von frühern Physiologen als eine Hauptfunction derselben angesehen wurde, kommt jedenfalls nur sehr unerheblich in Betracht, da nach Frerichs die Galle häufig neutral reagirt. Noch ist zu erwähnen, dass die Galle nach Schiel den Zucker allmälig in Milchsäure (nicht in Fette, wie H. Meckel glaubte) überführt, und dass der Magensaft durch reichlichen Gallenzusatz seine verdauende Wirkung einbüsst. Eine verdauende Wirkung der Galle selbst auf die Eiweisskörper lässt sich nicht nachweisen *).

*) Nasse, Arch. f. wiss. Heilk., Bd. 4. Tiedemann und Gmelin, die Verdauung nach Versuchen. Heidelberg und Leipzig 1826. Frerichs,

D. Verdauung im Dickdarm.

§. 99. Der Dickdarmsaft und seine Wirkung.

In den Dickdarm ergiesst sich nur ein einziges Secret, das Secret der schlauchförmigen oder Lieberkühn'schen Drüsen, die in seiner Schleimhaut ähnlich dichtgedrängt wie im Dünndarm liegen, und die sich nur durch etwas grössere Dicke und Länge auszeichnen. Da die Dickdarmschleimhaut keine Zotten mehr trägt, so münden die Oeffnungen der Drüsenschläuche hier auf der glatten Schleimhautoberfläche. Bei der übereinstimmenden Structur der secernirenden Drüsen ist es zu vermuthen, dass der Dickdarmsaft im Wesentlichen dieselbe Zusammensetzung und dieselben Eigenschaften wie der Dünndarmsaft besitzt. Wegen der geringen Menge, in welcher er erhalten werden kann, hat man bis jetzt nur festzustellen vermocht, dass er ein ziemlich zäher Schleim von alkalischer Reaction ist, der in hohem Grad die Fähigkeit hat Stärke in Zucker überzuführen. Nach der Analogie mit dem Dünndarmsaft ist ausserdem zu schliessen, dass ihm auch ein Lösungsvermögen für Albuminate zukommt. Beide Wirkungen wird der Dickdarmsaft ausausüben, insofern die Beschaffenheit des Dickdarminhaltes es noch zulässt. Er wird also theils Reste der stärkmehlhaltigen Nahrung umwandeln theils von den noch ungelösten Albuminaten geringe Mengen in Peptone überführen. Ohne Zweifel ist aber diese Verdauungswirkung nur eine untergeordnete Function der Dickdarmdrüsen. Der Hauptnutzen ihres Secretes besteht wohl darin, dass es die Weiterförderung der durch die Wasserresorption fest gewordenen Inhaltsmassen ermöglicht. Für diese mechanische Function des Dickdarmschleimes spricht namentlich das Vorkommen der Drüsen im Mastdarm, in welchem die chemische Wirkung des Secretes keine Bedeutung mehr haben kann.

Man hat früher zuweilen geglaubt, das Secret der Dickdarmdrüsen sei sauer, deshalb weil sehr häufig, namentlich bei Pflanzenfressern, die Contenta des Dickdarms sauer reagiren. Diese saure Reaction rührt aber von der Bildung organischer Säuren aus dem Zucker und der Stärke der Pflanzennahrung her. Der unmittelbar auf der Schleimhaut sitzende Schleim reagirt immer alkalisch. Grössere Mengen von Dickdarmschleim hat Frerichs aus zuvor entleerten und unterbundenen Stellen, Funke aus dem abgebundenen wurmförmigen Anhang erhalten. Es ist jedoch ohne Zweifel ein so erhaltenes Secret nicht als vollkommen normal zu betrachten *).

Art. Verdauung. Bidder und Schmidt, Verdauungssäfte und Stoffwechsel. Lenz, de adipis concoctione et absorptione. Dorpati 1850. Wistinghausen, experimenta quaedam endosmotica de bilis in absorptione adipum partibus. Dorpati 1851. Schiel, Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 4.

*) Frerichs, Art. Verdauung. Funke, Lehrbuch der Physiologie, Bd. 1.

§. 100. Die Excremente.

Die Fäces oder Excremente, die, nachdem sie sich im Mastdarm angesammelt haben, durch den in §. 82 geschilderten Mechanismus entleert werden, enthalten die sämmtlichen unverdaulichen Bestandtheile der Nahrung und von den verdaulichen Bestandtheilen diejenigen, welche nicht resorbirt worden sind. Unter den ersteren sind namentlich die Cellulose und das elastische Gewebe zu nennen, der letzteren findet man im Allgemeinen um so mehr, ein je grösserer Ueberschuss verdaulicher Substanzen in der Nahrung aufgenommen wurde. So wird sehr gewöhnlich unverdautes Fleisch, Fett und Stärkmehl in den Excrementen angetroffen, zuweilen auch Eiweiss, Käsestoff, Zucker. Unter den Salzen überwiegen die schwer löslichen und schwer resorbirbaren, namentlich die Salze von Bittererde und Kalk, sowie freie Kieselsäure. Ausserdem mengen sich den Excrementen die meistens zersetzten Secrete des Darms bei, besonders die Gallenbestandtheile, von denen die Färbung der Fäces herrührt. Mehr oder minder sind die Excremente immer in fauliger Zersetzung begriffen, die gewöhnlichen Fäulnissproducte organischer Körper bilden daher theils ihre Bestandtheile, theils scheiden sie sich gasförmig von ihnen aus. So bildet das Ammoniak mit Bittererde und Phosphorsäure ein schwer lösliches, krystallinisches Doppelsalz (phosphors. Bittererde-Ammoniak), Kohlensäure, Wasserstoff, Stickstoff, Kohlen- und Schwefelwasserstoff entweichen gasförmig. Die gewöhnliche Reaction der Fäces ist die saure. Ihre Gesammtmenge ist im normalen Zustand 120 bis 180 grm. täglich mit einem Wassergehalt von 75 proc. Hiernach beträgt die in 24 Stunden ausgeschiedene Kothmenge ungefähr $^1/_{20}$ der in der gleichen Zeit aufgenommenen Nahrungsmenge.

Folgendes sind die Resultate einer Analyse der Excremente von Berzelius:

Wasser	75,3 proc.
In Wasser lösliche Theile (Galle, Eiweiss, Extractivstoffe, Salze)	5,7 „
Unlöslicher Rückstand	7,0 „
Im Darmkanale hinzugekommene unlösliche Stoffe (Schleim, Gallenharz, Fett u. s. w.)	14,0 „

In 100 Theilen Asche fand Fleitmann 21,36 Thle. Kalk auf 10,67 Bittererde, dagegen nur 1,5—4 Thle. Chloralkalien. Bei der verhältnissmässig weit grösseren Menge, in welcher der Kalk aufgenommen wird, ist der Bittererdegehalt der Excremente entsprechend der geringen Quantität, in welcher die Bittererde resorbirt wird, ein ausserordentlich hoher. Die Gallensäuren finden sich zuweilen theilweise noch unzersetzt vor, grösstentheils gehn sie in Choloidinsäure und Dyslysin über. Die freien Gase des Dickdarms fand Marchand folgendermassen zusammengesetzt: Kohlensäure 44,5, Stickstoff 14,0, Wasserstoff 15,8, Kohlenwasserstoff 15,5 und Schwefelwasserstoff 1,0 proc. Der Schwefelwasserstoff kann zuweilen auch ganz fehlen.

Barral hat mehrere Beobachtungsreihen ausgeführt, in denen er die Quantität der Fäces mit der Quantität der aufgenommenen Nahrungsmittel verglich,

Seine Mittelzahlen für die tägliche Menge von Nahrungmitteln und Fäces sind folgende:

	Nahrungsmittel:	Fäces
Gesammtmenge	2317,3	102,3
Wasser	1729,9	78,4
Feste Bestandtheile	587,4	23,9.

Die procentische Zusammenstellung der festen Bestandtheile menschlicher Fäces ist nach Barral folgende:

Kohlenstoff.	Wasserstoff.	Stickstoff.	Sauerstoff.	Asche.
43,4	6,6	7,7	25,4	16,9 *).

§. 101. Rückblick auf die Verdauung der einzelnen Nahrungsstoffe.

Aus den in den §§. 83—100 aufgeführten Thatsachen ergeben sich folgende Resultate über die Veränderungen der einzelnen Nahrungsstoffe durch die Verdauungssäfte:

1) Unter den Kohlenhydraten werden der Trauben- und Milchzucker grösstentheils unverändert aufgenommen, der Rohrzucker wahrscheinlich nach vorheriger Umwandlung in Traubenzucker; in den untern Partieen des Dünndarms und im Dickdarm geht ein Theil des Zuckers durch Gährung in Milchsäure und weiterhin auch in Buttersäure über. Diese Veränderungen des Zuckers geschehen ohne Beeinflussung durch die Verdauungssäfte. Das Stärkmehl wird theils durch den Mundspeichel schon in der Mundhöhle und im Magen, theils durch den Bauchspeichel, Darmsaft und vielleicht auch in geringem Grad durch die Galle in Traubenzucker umgewandelt, als solcher kann es ebenfalls noch die Milch- und Buttersäuregährung eingehen. Junge Cellulose wird wahrscheinlich ebenfalls in geringen Mengen durch die genannten Verdauungssäfte, namentlich im Darmkanal der Herbivoren, in Zucker umgewandelt.

2) Die Fette werden vorzüglich durch die Wirkung des Bauchspeichels, zum Theil auch des Darmsaftes in äusserst feine Vertheilung gebracht, und dann wird ihre Resorption durch Befeuchtung der resorbirenden Fläche mit Galle ermöglicht. Ein kleiner Theil der Fette wird ferner in den untern alkalisch reagirenden Partieen des Darms durch den Einfluss des Bauchspeichels in Fettsäure und Fettbasis zerlegt, worauf die Fettsäure sogleich sich mit freiem Alkali zu einer Seife verbindet und als solche aufgenommen wird.

3) Die Eiweisskörper werden zu einem grossen Theil im Magen durch die Einwirkung des Magensaftes in die Peptone und ihre Nebenproducte umgewandelt. Nach dem Uebertritt in den Darm wird durch die Beimengung der Galle die verdauende Kraft des Magensaftes gestört, es beginnen nun aber der Bauchspeichel und Darmsaft ihre Wirkung, um

*) Lehmann, physiologische Chemie, Bd. 2. Barral, annales de chimie et de physique 3, t. 25.

noch weitere Mengen der Eiweisskörper in Peptone überzuführen. Leim und leimgebende Substanz werden gleichfalls im Magen durch den Magensaft aufgelöst, ohne aber in ihren chemischen Eigenschaften verändert zu werden, und ein Theil derselben wird in diesem gelösten Zustand aufgesaugt.

4) Anhangsweise haben wir hier noch der Verdauung der Salze Erwähnung zu thun. Die Veränderungen, welche die Salze durch die Verdauungssäfte erleiden, sind sehr unbedeutend. Die in Wasser oder verdünnter Säure löslichen Salze, Metalle und Metalloxyde werden im Magen gelöst, die meisten der zur Ernährung erforderlichen Salze kommen jedoch schon in den Nahrungsmitteln gelöst vor. Eine Zersetzung erfahren allein die kohlensauren Salze, deren Kohlensäure im Magen frei wird, und deren Basis sich hier mit der Salzsäure oder Milchsäure verbindet.

II. Die Aufsaugung und Blutbereitung.

§. 102. Uebersicht und Eintheilung.

Die Aufsaugung besteht theils in der Aufnahme der in dem Darm durch die Verdauung veränderten Nahrungsstoffe in besondere aus dem Darm entspringende Gefässkanäle, die Milchsaft- oder Chylusgefässe, theils in der Aufnahme der aus dem Blut in die Gewebslücken der sämmtlichen Körperorgane ausgeschiedenen Stoffe in ein von diesen Gewebslücken entspringendes Gefässsystem, das Saugader- oder Lymphgefässsystem. Die Blutbereitung besteht in der allmäligen Umwandlung der in den Chylus- und Lymphgefässen sich bewegenden und bei der Zusammenmündung jener Gefässe sich mit einander vermengenden Flüssigkeiten, des Chylus und der Lymphe, in Blut, welche Umwandlung vorzugsweise in Drüsen von eigenthümlichem Bau, den Chylus- und Lymphdrüsen, vor sich geht.

Wir handeln daher:

1) von der Aufsaugung,

2) von den durch die Aufsaugung entstehenden Ernährungsflüssigkeiten, Chylus und Lymphe, und ihrer Bewegung, und

3) von der Umwandlung dieser Ernährungsflüssigkeiten in Blut oder der Blutbereitung.

Die Betrachtung des Baues der aufsaugenden Organe und des Chylus- und Lymphgefässsystems stellen wir als Einleitung voran.

§. 103. Structur der aufsaugenden Organe des Darmkanals.

Die Aufnahme der in eine resorptionsfähige Form umgewandelten Nahrungsstoffe in die Säftemasse des Körpers kann von der ganzen Oberfläche des Darmrohres aus geschehen. Vorzugsweise ist jedoch hierzu der Dünndarm bestimmt, der schon durch seine Länge die grösste aufsaugende Fläche darbietet, und in welchem die letztere durch zahlreiche Schleimhautfalten (Kerkring'sche Falten) und Zotten vergrössert ist. Die Zotten aber haben nicht bloss die Bedeutung einer Vergrösserung der aufsaugenden Fläche, sondern sie besitzen auch eine Structur, welche den directen Uebertritt der verarbeiteten Nahrungsstoffe aus dem Darm in den Milchsaft oder Chylus ermöglicht. Die Aufnahme von Nahrungsstoffen in den Chylus, welche die ergiebigste Quelle der Ernährung ist, geschieht daher auch fast allein vom Dünndarm aus, während im Magen und Dickdarm wesentlich nur die Haargefässe, die auf der Schleimhautfläche sich ausbreiten, eine directe Aufnahme in das Blut ermöglichen.

Die Vertheilung der Blutgefässe geschieht im ganzen Darmrohr in völlig gleicher Weise. (Fig. 26, die Verzweigung der Blutgefässe des Dickdarms, nach Kölliker.) Zu einer Gruppe schlauchför-

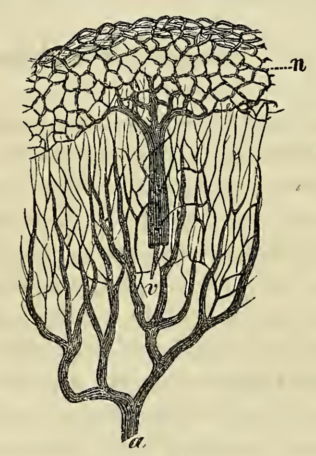


Fig. 26.

miger Drüsen, Labdrüsen und Lieberkühn'scher Drüsen, tritt aus dem submucösen Bindegewebe hervor ein Arterienstämmchen a, dieses löst sich an der Basis der Drüsenschläuche unter gabeliger Spaltung in Capillaren auf, die zwischen den einzelnen Schläuchen verlaufen, hier zum Theil durch quere Aestchen mit einander in Verbindung stehend, und geht endlich an der Schleimhautoberfläche in ein die Drüsenmündungen umspinnendes Netzwerk n über, aus diesem sammelt sich sogleich die das Blut abführende Vene v. Während die zwischen den Drüsenschläuchen verlaufenden Gefässchen die Absonderung des Verdauungssaftes vermitteln, geschieht durch das Netzwerk an der Oberfläche die Auf-

saugung der in wässeriger Lösung vorhandenen Verdauungsproducte, die von hier aus unmittelbar in die Vene geleitet werden. Im Dünndarme wird durch das Vorhandensein der Zotten die Vertheilung der Gefässe insofern abgeändert, als hier neben dem die Drüsenschläuche umspinnenden Capillarnetz noch ein zweites existirt, welches durch den Eintritt eines Haargefässes in eine jede Zotte entsteht. (S. Fig. 28).

Die Zotten, die im Dünndarm alle Zwischenräume zwischen den Lieberkühn'schen Drüsenschläuchen dicht ausfüllen, sind konische Hervorragungen der Schleimhaut, deren jede in ihrem Centrum den Anfang eines Chylusgefässes enthält. (Fig. 27, Durchschnitt durch die Dünndarmschleimhaut, mit den Zotten z, den Lieberkühn'schen Drüsen l und der das blinde Ende der letzteren umgebenden Lage glatter Muskeln m.) Das Chylusgefässe ist meistens ein einfacher, blind endigender Schlauch (ch, Fig. 28, eine Darmzotte halb schematisch, nach Leydig), nur in

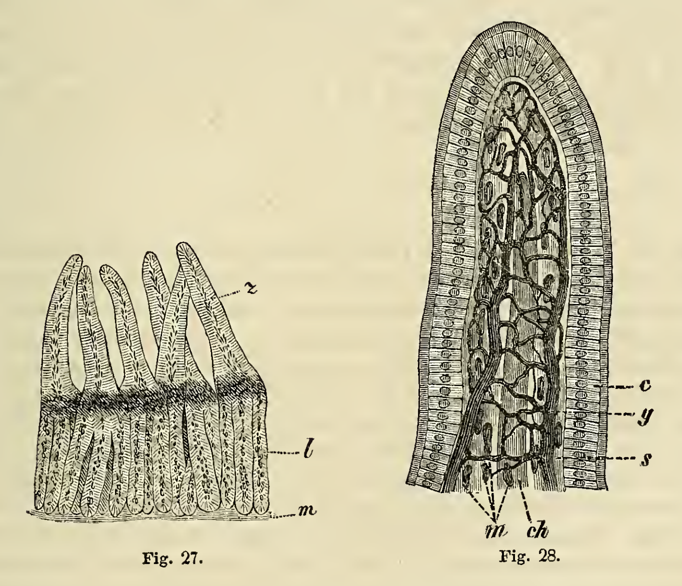


Fig. 27. Fig. 28.

den grössten Zotten kommen auch verzweigte Schläuche vor. Dieser Schlauch ist von einer Schichte glatter Muskelzellen (m) und von dem gewöhnlichen Schleimhautgewebe (s), d. h. einem ziemlich weichen Bindegewebe, umgeben, der Schlauch selbst ist nur eine Höhlung im Innern der Zotte, um die sich das Bindegewebe zu einer homogenen Haut verdichtet hat, welche als eine eigene Membran des Chylusgefässes erscheint. Das übrige Bindegewebe ist dadurch ausgezeichnet, dass in ihm einzelne ziemlich grosse Bindegewebszellen mit Ausläufern vorkommen, in ihm läuft ferner eine Gefässschlinge (g) in die Höhe, die in ein feines Capillarnetz sich auflöst. Die ganze Oberfläche der Zotte ist von einer Lage dicht gedrängter Cylinderepithelzellen (c) überzogen.

Diese Epithelzellen bieten eigenthümliche Structurverhältnisse dar. An ihrer gegen den Darm gerichteten Oberfläche zeigen dieselben nämlich einen glashellen Saum, in welchem eine feine senkrechte Streifung zu bemerken ist. Man vermuthet, dass diese Streifung durch feine Porenkanäle veranlasst ist, welche die lichte Grenzmembran senkrecht durchsetzen und frei in den Inhalt der Zellen münden. Die ganze Grenzmembran scheint übrigens ziemlich lose den Zellen aufzuliegen, denn sie löst sich häufig schon auf Wasserzusatz ab und lässt dann den Zelleninhalt austreten. An ihrem hinteren der Zotte zugekehrten Ende setzen sich die Epithelzellen in fadenförmige Ausläufer fort, die in dem Bindegewebe der Zotte stecken und hier mit den Bindegewebszellen direct zusammenhängen, so dass hierdurch ein System feinster communicirender Röhrchen zwischen Epithel- und Bindegewebszellen entsteht, wie dies die Fig. 29 schematisch andeutet. Die nach innen gerichteten Ausläufer der Bindegewebszellen (b) communiciren wahrscheinlich ihrerseits mit dem centralen Chylusgefäss (ch), doch konnte dieser Zusammenhang bis jetzt noch nicht direct erwiesen werden.

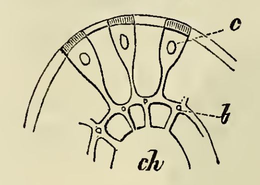


Fig. 29.

Ueber die Beschaffenheit des Chylusgefässes im Innern der Zotte sind die Ansichten der Anatomen getheilt. Die Meisten schreiben demselben eine besondere structurlose Membran zu. Nach Brücke, Ludwig, Leydig u. A. bildet es einen wandungslosen Kanal, ist also eigentlich bloss ein freier Raum im Innern der Zotte. Im gewissen Sinne scheint uns das Richtige in der Mitte zwischen beiden Ansichten zu liegen. Auf keinen Fall lässt sich dem Axenkanal der Zotte etwa eine ähnliche selbständige Wandung zuschreiben wie einem Haargefäss, denn es fehlen jenem vollkommen die Kerne, die sein Hervorgegangensein aus verschmolzenen Zellen andeuten. Dagegen lässt sich auch nicht verkennen, dass eine Art besonderer Membran das Axengefäss von dem Bindegewebe der Zotte trennt. Diese besondere Membran lässt sich nun offenbar am einfachsten als eine homogene Grenzmembran des Bindegewebes auffassen, wie solche ja noch vielfach vorkommen. Dass die Bindegewebszellen in dem Schleimhautgewebe der Zotten in ähnlicher Weise mit einander anastomosirende Ausläufer besitzen wie die Knochenkörperchen hat schon Leydig hervorgehoben. Von Heidenhain wurde dann die Entdeckung gemacht, dass ebensolche Ausläufer mit dem hinteren Ende der Epithelzellen zusammenhängen. Die Art wie diese Epithelzellen vorn gegen das Darmlumen hin offen sind, ist noch gegenwärtig Gegenstand der Controverse. Nach Brücke sind die Epithelzellen gegen den Darm hin vollständig offen, sie sind nach seiner Ansicht Trichter, deren weitere Mündung dem, Darm. die engere dem Zottenparenchym zugekehrt ist. Dagegen wurde namentlich von Donders der helle Saum, welcher jede Epithelzelle gegen den Darm hin begrenzt, als eine verdickte Membran aufgefasst, und die von Funke und Kölliker entdeckten Längsstreifen an diesem Saum wurden durch diese Beobachter sogleich als feine Porenkanäle gedeutet. Die glatten Muskelfasern im Schleimhautgewebe,

welche die Contractilität der Zotten vermitteln, sind von Brücke entdeckt worden *).

§. 104. Bau des Chylus- und Lymphgefässsystems.

Die aus den Zotten sich sammelnden Chylusschläuche treten zusammen, um die kleinen Stämme der Chylusgefässe zu bilden. Die Beschaffenheit dieser Gefässe schliesst vollkommen derjenigen kleiner Venen sich an. Sie bestehen aus einer innern elastischen Haut, aus einer mittleren, mit Muskelzellen versehenen Bindegewebslage und aus einem äusseren sehr lockeren Bindegewebe. Die elastische Haut bildet zahlreiche Klappen, die dem Inhalt nur die Bewegung von den Aesten nach den Stämmen gestatten. In dem Gekröse, in welchem die Chylusgefässe verlaufen, befindet sich eine grosse Menge von Lymphdrüsen, die von den Chylusgefässen durchsetzt werden. Hinter dem Pankreas und auf dem obern Theil der Bauchaorta sammeln sich endlich die Stämmchen der Chylusgefässe und bilden mit zahlreichen hier liegenden Lymphdrüsen ein Geflecht, aus dem ein grösserer Stamm, der Eingeweidestamm (truncus coeliacus) des Milchbrustgangs, hervorgeht. Der Milchbrustgang wird durch den Zusammenfluss jenes gemeinsamen Stamms der Chylusgefässe mit Lymphgefässstämmen gebildet, welche aus dem grössten Theil des Körpers die Lymphe aufsammeln, um sie gemeinsam mit dem Chylus in dem Milchbrustgang der linken Schlüsselbeinvene zuzuführen; nur ein kleiner Theil der Lymphgefässe, nämlich derjenige, welcher die Lymphe aus der rechten Seite des Kopfes und Halses, dem rechten Arm, der rechten Brustwand und der rechten Lunge sammelt, mündet in die rechte Schlüsselbeinvene, meist ebenfalls mit einem gemeinsamen Stamm, ein. Somit bilden die Chylusgefässe nur einen besonderen Bezirk des Lymphgefässsystems. In ihrer Textur stimmen Lymph- und Chylusgefässe vollkommen mit einander überein. Wahrscheinlich erstreckt sich diese Uebereinstimmung auch auf die ersten Anfänge beider Gefässe. Wie die Chylusgefässe mit den von verdichtetem Bindegewebe umgebenen Hohlräumen in den Zotten beginnen, so bilden höchst wahrscheinlich Lücken in den Geweben die Anfänge aller Lymphgefässe, und vermuthlich stehen auch mit den Gewebslücken, welche die Wurzeln der Lymphgefässe abgeben, Ausläufer von Bindegewebs- oder Knochenzellen in Verbindung, so dass hier ebenfalls das feine Kanalsystem der Bindesubstanz als letzte Verzweigung der aufsaugenden Gefässe zu betrachten ist.

Ueber die Anfänge der Lymphgefässe sind die Ansichten noch mehr getheilt als über die Anfänge der Chylusgefässe. Kölliker beobachtete in den Schwänzen

*) Leydig, Lehrb. der Histologie des Menschen und der Thiere. Brücke, Denkschr. der Wiener Akademie, Bd. 6. Kölliker, Gewebelehre, 3. Aufl. Heidenhain, Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre, Bd. 4.

von Froschlarven Capillargefässe von eigenthümlicher Verbreitungsform, aber einem den Blutcapillaren ähnlichen Bau, die er als Lymphcapillaren betrachtet. Ausser diesem in seiner Deutung noch zweifelhaften Fall sind eigentliche Capillargefässe im Lymphgefässsystem noch nicht beobachtet. Brücke hat zuerst die Ansicht ausgesprochen, dass Parenchymlücken überall die Wurzeln der Lymphgefässe bilden. Virchow stellte die Hypothese auf, dass die Zellen der Bindesubstanz die letzten Ausläufer der Lymphgefässe sind, eine Hypothese, die in den Beobachtungen Leydig's und Heidenhain's über die Bindegewebszellen der Zotte und in den Untersuchungen von Recklinghausen's über die Anfänge der Lymphgefässe eine Stütze fand. Nach dem letzteren Beobachter sind die Lymphgefässanfänge mit einem Epithel ausgekleidete Gewebslücken, in die wahrscheinlich die feinen Saftkanälchen, die Ausläufer der Bindegewebszellen, einmünden. Heidenhain ist der Meinung, es möchten vielleicht durch das System der Bindegewebszellen und ihrer Ausläufer die feinsten Lymphgefässe direct mit den Blutcapillaren communiciren. Bis jetzt gelang es aber nur den Zusammenhang der Bindegewebszellen mit den Lymphgefässen direct nachzuweisen. Dies ist von Recklinghausen theils durch Behandlung mit Silberlösung, welche die Saftkanäle des Bindegewebes ebenso wie die Lymphgefässe deutlicher hervortreten lässt, theils durch Injection der Saftzellen von den Lymphgefässen aus geschehen *).

Die Lymphdrüsen, die in grosser Menge in den Zusammenhang aller Lymphgefässe, auch derjenigen, die man im engern Sinne als Chylusgefässe bezeichnet, eingeschoben sind, bestehen aus einem Convolut von Lymph- und Blutgefässen neben eigenthümlichen Drüsenbestandtheilen, in denen durch die Wechselwirkung der Lymphe oder des Chylus mit dem Blute die geformten Bestandtheile jener Flüssigkeiten, die Lymphzellen, sich bilden. Man unterscheidet an jeder Lymphdrüse die innere schwammige und blutgefässreiche Substanz (m, Fig. 30) von der äusseren

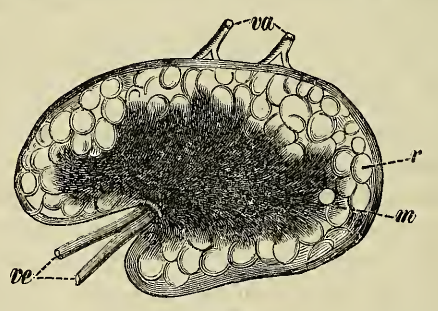


Fig. 30.

körnig erscheinenden und blutärmeren (r); jene wird als Marksubstanz,

*) Kölliker, mikroskopische Anatomie, Bd. 2, 2. Brücke, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 9 u. 10. Heidenhain, Moleschott's Untersuchungen, Bd. 4. Teichmann, das Saugadersystem, Leipzig 1861. v. Recklinghausen, die Lymphgefässe und ihre Beziehung zum Bindegewebe, Berlin 1862.

diese als Rindensubstanz bezeichnet. Die in die Drüse eintretenden Lymphgefässe oder vasa afferentia (v a) begeben sich zu deren convexer Seite und münden in die Rindensubstanz ein, die aus der Drüse austretenden Lymphgefässe oder vasa efferentia (v e) kommen aus ihrer concaven Seite, dem so genannten Hilus, und aus der am Hilus zur Oberfläche tretenden Marksubstanz hervor. Die Rindensubstanz enthält das eigentliche Drüsengewebe. Sie besteht aus mit einander communicirenden Alveolen, die ohne selbständige Wandung in dem Bindegewebsstroma der Rinde liegen, und deren ganzer Innenraum durch sich verästelnde sternförmige Bindegewebszellen eine spongiöse Beschaffenheit erhält; dieses spongiöse Gewebe innerhalb der Alveolen bildet den Träger für ein feines Capillarnetz, die Fächerräume der Alveolen sind von Flüssigkeit und von zahlreichen Lymphzellen erfüllt. Zwischen den Alveolen finden sich wandungslose Lücken, die ähnlich den Alveolen von einem Netzwerk sternförmiger Bindegewebszellen durchsponnen sind, und in denen sich die einströmende Lymphe bewegt; sie münden theils in die Alveolen, theils führen sie direct in die Marksubstanz über. Die Zusammensetzung der Marksubstanz ist höchst eigenthümlich. Sie besteht zunächst aus einem Convolut mit einander anastomosirender Lymphkanäle, Lymphröhren nach Frey, deren jeder in seiner Axe ein Blutgefäss führt. Diese sämmtlichen Kanäle nehmen aus Alveolen ihren Ursprung und führen wieder in Alveolen über, sie bilden also ein verschiedene Alveolen der Rinde verbindendes Röhrensystem, und durch die Axengefässe stehen auch die Capillarnetze der Alveolen in Zusammenhang. Zwischen den Lymphröhren finden sich endlich von sternförmigen Bindegewebszellen durchzogene Lücken, ähnlich wie zwischen den Alveolen, diese Lücken führen unmittelbar in die ausführenden Lymphgefässe über. Die Bewegung der Lymphe durch die Lymphdrüse gestaltet sich hiernach folgendermassen. Das eintretende Lymphgefäss begibt sich zunächst zur Rinde und verliert hier seine selbständige Wandung, die Lymphe bewegt sich nun in den wandungslosen Lücken zwischen den Alveolen, sie fliesst aus diesen theils unmittelbar in die Lücken der Marksubstanz und so in ein ausführendes Gefäss theils zuerst in die Alveolenräume, von diesen dann in die Lymphröhren des Markes, aus den letzteren wieder zurück in andere Alveolen, und dann erst in deren Umhüllungsräume, um aus diesen endlich in die Lücken der Marksubstanz und so in die ausführenden Gefässe zu treten. Bei diesem Weg, den Lymphe und Chylus durch die Lymphdrüsen nehmen, mengen sich diesen Flüssigkeiten in den Alveolen die geformten Elemente derselben, die Lymph- oder Chyluszellen, bei.

Die Erforschung des Baues der Lymphdrüsen gehört zu den schwierigsten Aufgaben der feineren Anatomie, daher auch bis jetzt die Ansichten über diesen Gegenstand noch keineswegs sich geeinigt haben. Früher hielt man die Lymphdrüsen bloss für Geflechte von Lymph- und Blutgefässen. Die Alveolen wurden

von Malpighi entdeckt, der sogleich die Ansicht äusserte, dass die vasa afferentia durch diese Erweiterungen mit einander communicirten. Ludwig und Noll erwiesen durch Injectionen den directen Zusammenhang der Alveolen mit den Lymphgefässen. Dagegen waren noch Brücke und Donders geneigt anzunehmen, dass die Lymphgefässe bloss die Alveolen umspinnen. Kölliker entdeckte die interalveolären Gewebslücken und wies nach, dass die vasa afferentia immer aus der Marksubstanz kommen. Die Kenntniss des eigenthümlichen Verhaltens der Lymphröhren in der letzteren verdanken wir Frey, auf dessen Untersuchungen die obige Darstellung gestützt ist*).

Die geschlossenen Follikel der Darmschleimhaut, die theils in grössere Massen vereinigt, als so genannte Peyer'sche Drüsenhaufen, im untern Theil des Jejunum und im Ileum, theils isolirt, als solitäre Follikel, im übrigen Dünndarm und im Dickdarm vorkommen, haben die Bedeutung elementarer Lymphdrüsen. Sie liegen in den untern Partieen der Schleimhaut an Stellen, die von Zotten frei geblieben sind. Jeder Follikel besteht aus einer Bindegewebskapsel, von welcher aus Bindegewebszellen als ein Fächergerüste in die Follikelhöhle hinein sich fortsetzen. In die letztere tritt auch ein Haargefäss ein, das in derselben sich radienförmig ausbreitet. (Fig. 31, Capillarverzweigung eines Darmfollikels.) Als Inhalt findet man ausserdem Lymphzellen und zuweilen auch Fettkügelchen. Der Ein- und Austritt von Chylusgefässen in die Follikel ist bis jetzt noch nicht mit Sicherheit beobachtet. Doch lässt sowohl ihre anatomische Beschaffenheit, die wesentlich mit den Alveolen der Lymphdrüsen übereinstimmt, als auch der Inhalt von Lymphzellen und Fettkügelchen an ihrer functinonellen Bedeutung als elementare Lymphdrüsen keinen Zweifel. In dieselbe Kategorie müssen dann aber auch die Balgdrüsen der Mundhöhle, sowie die Mandeln gerechnet werden.


Fig. 31.

Die Ansicht, dass die geschlossenen Darmfollikel nicht als zeitweilig sich öffnende absondernde Drüsen, wie man früher glaubte, sondern als einfachste Lymphdrüsen zu betrachten seien, wurde zuerst von Brücke ausgesprochen. Er stützte sich dabei hauptsächlich auf die Thatsache, dass der Inhalt der Follikel zur Zeit der Verdauung oft mit dem Inhalt der Zottenschläuche übereinstimmend gefunden wird. Frey wies die feine Gefässverzweigung im Innern der Follikelhöhle nach. Die sich verzweigenden Bindegewebszellen in derselben beschrieb neuerdings Heidenhain. Dagegen ist eine Injection der Follikel von den Lymphgefässen aus auch dem neuesten Erforscher des Lymphgefässsystems Teichmann noch nicht gelungen**).

---

*) Ludwig und Noll, Zeitschr. f. rat. Med., Bd. 9. Kölliker, Gewebelehre, 3. Aufl. Frey, Untersuchungen über die Lymphdrüsen, Leipzig 1861.

**) Brücke, Denkschriften der Wiener Akademie, Bd. 2, und Sitzungsber. der Akad., Bd. 15. Ernst (und Frey), über die Anordnung der Blutgefässe in den Darmhäuten, Zürich 1851.

1. Die Aufsaugung.

§. 105. Aufsaugung im Darmkanal.

Nachdem die Nahrungstoffe durch die Verdauungssäfte in eine resorptionsfähige Form übergeführt sind, werden sie von den zweierlei im Darmkanal vorhandenen Gefässen, von den Blut- und Chylusgefässen, aufgenommen. Die Aufsaugung durch die Blutgefässe geschieht in der ganzen Länge des Darmrohrs, den Magen mit eingeschlossen, ziemlich gleichmässig; sie vollzieht sich durch die Haargefässnetze, welche die Mündungen der Lieberkühn'schen Drüsen umspinnen, und welche in das Innere der Zotten eindringen. (Fig. 26 u. 28). Die Aufsaugung durch die Chylusgefässe geschieht vorwiegend nur im Dünndarm. Dagegen ist die Quantität von Nahrungsstoffen, welche durch die Chylusgefässe aufgenommen wird, im Ganzen beträchtlicher, da die Zuleitungswege der Chylusschläuche grössere Poren den aufzunehmenden Stoffen darbieten, als die Membranen der Haargefässe. Aus diesem Grunde richtet sich auch die relative Resorption der verschiedenen Stoffe durch die Blut- oder Haargefässe nach ihrer Diffusionsfähigkeit. Ohne Zweifel werden alle Stoffe, die überhaupt resorbirbar sind, sowohl von den Blutgefässen als von den Chylusgefässen aufgenommen. Solche Stoffe aber, die schwer durch thierische Membranen dringen, wie die Fette, werden fast ausschliesslich durch die Chylusgefässe resorbirt; solche Stoffe, die leicht durch Membranen dringen, wie der Zucker, die meisten Salze, die organischen Säuren, werden auch von den Blutgefässen in reichlicher Menge aufgenommen. In der Mitte stehen die Peptone, jene leicht löslichen und diffusionsfähigen Verdauungsproducte der Eiweisskörper, die schon durch die Blutgefässe des Magens in nicht unbeträchtlicher Menge resorbirt, und die dann weiterhin mit Fett gemischt von den Chylusgefässen des Darms aufgenommen werden.

Bernard nahm an, dass Eiweisskörper und Zuckerarten bloss durch die Blutgefässe, Fette bloss durch die Chylusgefässe resorbirt werden. Er stützte diese Ansicht darauf, dass, wenn man Rohrzucker und Eiweiss durch eine Vene einspritzt, sie alsbald durch den Urin wieder ausgeschieden werden, und dass nur die Pfortader hievon eine Ausnahme macht. Bernard schloss hieraus, dass Eiweiss und Zucker in der Leber assimilirt werden müssen, dass sie also auch nicht durch den Chylus, der ja in das Blut der vena cava überführt, resorbirt werden können. Gegen die Beweiskraft dieser Versuche ist aber einzuwenden, dass der Rohrzucker vor der Aufsaugung in Traubenzucker, das Eiweiss in Pepton übergeht. Ausserdem ist direct nachgewiesen, dass erstens der Chylus alle Bestandtheile der Nahrungsmittel enthält, und dass zweitens das Blut der Pfortader nach dem reichlichen Genuss von Fett an Fettgehalt zunimmt*).

*) Bernard, archives gén. de méd., 3, t. XXV.

Von mehreren Giften, namentlich den Schlangengiften und dem Curara (dem amerikanischen Pfeilgift) hat man geglaubt, dass sie vom Darmkanal aus nicht in die Säfte aufgenommen werden könnten. Man erschloss dies aus der Thatsache, dass die geringsten Quantitäten jener Gifte in eine Wunde gebracht den Tod zur Folge haben, während sie innerlich genommen selbst in grossen Mengen nicht tödten. Aber wahrscheinlich sind jene Gifte nicht durchaus unresorbirbar, sondern nur äusserst schwer resorbirbar, denn Kölliker beobachtete allerdings, dass, wenn er sehr grosse Mengen von Curara in den Magen brachte, der Tod erfolgte. Ohne Zweifel hat die schwere Resorbirbarkeit dieser Gifte nur darin ihren Grund, dass dieselben sehr schwer durch thierische Membranen diffundiren *).

Im Dünndarm, der wichtigsten Resorptionsstätte für die sämmtlichen Nahrungsstoffe, ist in den Zotten, die durch ihre Blut- und Chylusgefässe und die mit diesen in Zusammenhang stehenden Porenkanäle die Hauptaufsaugungsorgane darstellen, zugleich der wichtigste Mechanismus für die erste Fortbewegung des Chylus gegeben. Die Zotten enthalten nämlich, wie in §. 101 erwähnt wurde, eine Schichte glatter Muskelfasern und besitzen dadurch Contractilität. Die Contractionen der Zotten bestehen in Verkürzungen ihrer Länge, in Folge deren die ganze Zotte eine Menge hinter einander gelegener Einschnürungen zeigt. Wenn während der Verdauung die Zotten abwechselnd sich zusammenziehen und wieder erschlaffen, so entleeren sie sich dadurch abwechselnd gegen die abführenden Gefässe zu und füllen sich wieder vom Darm aus an. Bei jeder Contraction werden Chylus und Blut, die in der Zotte enthalten sind, nach den Chylus- und Blutgefässen fortbewegt, bei jeder Wiederverlängerung wird Flüssigkeit aus dem Darm in die entleerte Zotte eingesaugt. Die Zotten unterstützen also durch ihre Bewegungen ebensowohl die Fortbewegung der resorbirten Stoffe als die Resorption selber.

Das Phänomen der Zottencontractilität hatten schon frühere Physiologen, namentlich Gruby und Delafond, beobachtet. Aber erst Brücke hat auf die Wichtigkeit desselben für die Resorption hingewiesen und zugleich in der Muskelschichte der Zotten den Grund des Phänomens entdeckt. Nach dem Tode trifft man die Zotten stets in mässig contrahirtem Zustand und daher mit queren Einschnürungen versehen. Brücke studirte zugleich die Art der Bewegungen nach der Einwirkung von Reizen und fand, dass dieselben stets Zusammenziehungen in der Länge der Zotten sind. Wenn nun, was nicht zu bezweifeln ist, während des Lebens und namentlich während der Verdauung die Zotten sich abwechselnd contrahiren und wieder verlängern, so kann ihre Wirkung nur in der oben beschriebenen Weise erfolgen, d. h. sie müssen abwechselnd aufsaugen und fortbewegend auf das Aufgesaugte wirken **).

Was über die Resorption der einzelnen Nahrungsstoffe ermittelt ist, stellen wir im Folgenden zusammen.

---

*) Bernard, leçons de physiologie, Paris 1855. Kölliker, Archiv f. path. Anatomie, Bd. 10.

**) Brücke, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, 1851.

§. 106. Aufsaugung des Zuckers.

Der Zucker wird sowohl von den Blut- als Chylusgefässen sehr schnell resorbirt. Die in einer bestimmten Zeit resorbirte Zuckermenge steht in directem Verhältniss zu der Concentration der Zuckerlösung und ist bis zu einer gewissen Grenze unabhängig von der Grösse der resorbirenden Oberfläche. Bleibt der Zucker längere Zeit mit der Darmoberfläche in Berührung, so nimmt die Resorption allmälig ab. Der resorbirte Zucker lässt sowohl in dem Chylus als in dem Blute sich nachweisen. Der Gehalt des letztern an Zucker kann durch bedeutende Zufuhr desselben in den Darm so hoch steigen, dass unveränderter Zucker durch die Nieren wieder ausgeschieden wird.

Die Resorptionsverhältnisse des Zuckers sind durch Lehmann und von Becker näher ermittelt worden. Lehmann zeigte, dass das Pfortaderblut meistens keine nachweisbaren und auch der Chylus immer nur sehr geringe Quantitäten von Zucker enthält, und dass in beiden Flüssigkeiten selbst nach reichlicher Stärkmehl- oder Zuckerfütterung der Zuckergehalt zwar zunimmt, aber immerhin sehr unbeträchtlich bleibt, so dass dies nur theils aus einer sehr schnellen Zersetzung des Zuckers im Chylus und Blut, theils aber und namentlich aus einer geringeren Resorbirbarkeit des Zuckers, als man früher sich dieselbe vorgestellt hatte, erklärt werden konnte. In der That lässt die in den unteren Partieen des Darmkanals auftretende saure Reaction keinen Zweifel, dass ein grosser Theil des Zuckers in Milchsäure übergeht und erst als solche resorbirt wird. Die näheren Gesetze der Zuckerresorption sind durch von Becker festgestellt worden. Dieser brachte Traubenzuckerlösungen von verschiedener Concentration in unterbundene Darmschlingen. Er fand im Blute eine Vermehrung des normalen Zuckergehalts, die in einzelnen Fällen bis auf 0,6 Proc. stieg. Dabei blieb die Menge des resorbirten Zuckers, wenn man nicht unter eine gewisse Grenze ging, unabhängig von der Länge der unterbundenen Darmschlinge, also von dem Quadratinhalt der absorbirenden Fläche, sie stand aber in directem Verhältniss zur Concentration der Zuckerlösung, so dass von einer 4 mal concentrirteren Lösung in gleichen Zeiten auch 4 mal mehr Zucker aufgenommen wurde. Hinsichtlich der Abhängigkeit der Concentration von der Zeit ergab sich, dass die Resorption aus einer unterbundenen Darmschlinge über 4 Stunden anhielt, dass aber in der Anfangszeit weit mehr Zucker resorbirt wird als später*).

Ueber die Resorption der Milchsäure, in welche ein grosser Theil des Zuckers im Darmkanal sich umwandelt, existiren keine Versuche. Nach der grossen Diffusionsfähigkeit, welche dieselbe besitzt, ist aber nicht zu bezweifeln, dass sie sehr schnell in Blut und Chylus übertritt, ohne Zweifel viel schneller als der Zucker selber.

---

*) Lehmann, physiologische Chemie, Bd. 3. v. Becker, Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 5.

§. 107. Aufsaugung der Fette.

Die Fette werden bei weitem zum grössten Theil durch die Zotten in die Chylusgefässe aufgenommen. Nach dem Genuss fetthaltiger Nahrung findet man zuerst die Epithelzellen, welche die Zotten überziehen, und dann das centrale Chylusgefäss der Zotten mit kleinen Fettkügelchen erfüllt. Der Weg, den hierbei das Fett nimmt, ist, wie sich aus der Structur der Zotten mit grosser Wahrscheinlichkeit erschliessen lässt, folgender. Zuerst dringen die Fettkügelchen durch die feinen, aber mikrokospisch sichtbaren Kanälchen in den Deckelmembranen der Epithelzellen in das Innere dieser Zellen. Durch die hinteren Ausläufer der letzteren gehen sodann die Fettkügelchen in das System von Bindegewebszellen über, welches in der Zottenschleimhaut verbreitet ist, und aus den Bindegewebszellen endlich gelangen sie in das centrale Chylusgefäss. Die Kanäle, durch welche das Fett in die Chylusgefässe dringt, sind sonach grösser als die gewöhnlichen Poren thierischer Membranen, durch welche der endosmotische Austausch stattfindet, da sie bei den Vergrösserungen unserer Mikroskope gerade noch sichtbar sind, aber sie sind doch immer noch so klein, dass die Aufnahme der Fette nur nach den Gesetzen der Endosmose geschehen kann. Aus diesem Grunde genügt auch nicht die durch Bauchspeichel und Darmsaft geschehende feine Vertheilung der Fette, um deren Resorption möglich zu machen, sondern es muss ausserdem durch die Benetzung mit Galle die resorbirende Oberfläche zur Aufnahme befähigt werden. (Vergl. §. 98). Diese Benetzung mit Galle bewirkt es, dass ein kleiner Theil der Fette auch durch die weit feineren Poren der Blutcapillaren direct in das Blut übergeht, daher man nach dem Genuss von Fett den Gehalt des Pfortaderblutes an Fett vermehrt findet.

Zur Erklärung der Aufnahme des Fettes in den Chylus nahm Brücke an, dass die Cylinderepithelzellen der Zotten gegen das Darmrohr hin als offene Trichter münden. Die feinere hintere Oeffnung der Zellen sollte mit Gewebslücken im Zottenparenchym und durch diese mit dem grösseren centralen Raum des Chylusgefässes in Zusammenhang stehen. Brücke nahm hiernach an, dass die Fettaufnahme nicht durch eigentliche Endosmose, sondern durch ein unmittelbares Eindringen der Fettkügelchen in grössere Poren und Porenkanäle stattfinde. Moleschott und Marfels suchten einen experimentellen Beweis für diese Hypothese beizubringen, indem sie den Uebergang solcher fester Körper in das Blut, deren Grösse sie allein fähig machte durch grössere Poren zu dringen, behaupteten. Sie brachten Pigment aus der Aderhaut des Auges theils in den Darm lebender Thiere theils unter einem Druck in Darmschlingen getödteter Thiere und fanden dann Pigmentkörnchen in den Epithelzellen, im Zottenparenparenchym und in Chylusgefässen. In andern Versuchen wurde Säugethierblut in den Darm lebender Frösche gespritzt, worauf sich im Herzblut der Frösche Säugethierblutkörperchen vorfanden. Donders konntejedoch diese Versuche nicht mit gleichem Erfolg wiederholen, und jedenfalls geht aus den Versuchen von

Moleschott und Marfels selbst hervor, dass der Uebergang von Pigmentkörnchen in die Epithelzellen und Chylusgefässe nur ein äusserst spärlicher ist, nicht zu vergleichen mit der reichlichen Resorption der Fettkörnchen, so dass man vermuthen darf, das Pigment dringe nur in einzelnen Fällen, durch verletzte Epithelzellen in das Zottenparenchym. Das Auffinden sogenannter Säugethierblutkörperchen im Herzblut der Frösche beweist nichts, da im Blute jedes Frosches einzelne Körperchen vorkommen, die den Säugethierblutkörperchen vollkommen gleichen. Gegen eine Aufsaugung des Fettes durch grössere Poren spricht ausserdem direct der Einfluss der Galle auf die Fettresorption. Da dieser Einfluss nach den §. 98 erwähnten Versuchen von Wistinghausen's unzweifelhaft in einer Beförderung der Endosmose des Fettes besteht, so kann auch die Resorption des Fettes nur durch wahre Endosmose geschehen, wenn auch die Poren, durch welche dieselbe vor sich geht, etwas weiter sein mögen, als in vielen andern Fällen die Poren thierischer Membranen sind. Wäre bloss die feine Vertheilung der Fette zu deren Aufsaugung erforderlich, so würden nach Abschluss der Galle vom Darmkanal Bauchspeichel und Darmsaft, welche diese feine Vertheilung viel vollkommener als die Galle bewirken, noch alles erforderliche Fett zur Resorption bringen können. Funke hat noch auf anderem Wege gezeigt, dass die feine Vertheilung allein das Fett nicht resorptionsfähig macht. Er injicirte nämlich Emulsionen von Wachs und Stearin in den Darm von Kaninchen; niemals wurden die Wachs- und Stearintröpfchen in das Epithel und in die Darmzotten aufgenommen. Die Brücke'sche Hypothese ist demnach unhaltbar, weil sie etwas zu erklären versucht, was nicht stattfindet. Sie geht von der Annahme aus, dass die Fettresorption nicht durch wahre Endosmose geschieht, während sich das Stattfinden einer Endosmose direct beweisen lässt*).

Dass das Fett ausser durch die Chylusgefässe zu einem kleineren Theil auch durch die Blutgefässe resorbirt wird, haben Lehmann und Schmid gezeigt, welche eine Eettvermehrung im Pfortaderblut der Thiere einige Stunden nach reichlicher Fütterung beobachteten. Bruch sah in vielen Fällen namentlich bei jungen Thieren die Blutcapillaren der Zotten während der Verdauung neben den Blutkörperchen von Fettkügelchen erfüllt**).

§. 108. Aufsaugung der Eiweisskörper.

Die Eiweisskörper werden nur in der Gestalt von Peptonen vom Magen und Darmkanal aufgenommen, da sie nur als Peptone leicht durch thierische Membranen diffundiren. Nach der Resorption gehen aber die Peptone sogleich wieder in gewöhnliche Eiweisskörper über, denn man findet nur solche im Chylus. Die Aufsaugung der Peptone geschieht das ganze Darmrohr entlang vom Magen an. Ihre wichtigsten Aufsaugungsstätten sind Magen und Dünndarm, namentlich der letztere, die

*) Brücke, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd 9. Moleschott und Marfels, Wiener med. Wochenschrift, 1854. Moleschott, Untersuchungen zur Naturlehre, Bd. 2. Funke, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 7. Donders, Physiologie, Bd. 1.

**) Lehmann, physiolog. Chemie, Bd. 2 und 3. Bruch, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 4.

Aufsaugung im Dickdarm ist dagegen nur äusserst spärlich. Die Peptone treten fast ausschliesslich in die Chylusgefässe über, wie sich daraus erschliessen lässt, dass der Eiweissgehalt des Pfortaderblutes sich während der Verdauung nicht merklich vermehrt. In Bezug auf die Menge, in welcher die Peptone übertreten, verhalten sich dieselben ähnlich dem Zucker: ein Darmstück resorbirt um so mehr Pepton, je concentrirter die Peptonlösung ist, mit der es in Berührung steht, dagegen ist die resorbirte Menge fast unabhängig von der Grösse des Darmstücks, durch welches die Aufsaugung geschieht.

Dass die Peptone sogleich nach ihrem Uebertritt in Chylus und Blut oder sogar schon während dieses Uebertritts wieder in gewöhnliche Eiweisskörper zurückverwandelt werden, müssen wir daraus schliessen, dass sich dieselben in jenen Flüssigkeiten nicht nachweisen lassen. Allen den Eiweisskörpern verwandten Substanzen scheinen solche Veränderungen während der Resorption eigen zu sein. Bernard hat dies für das Emulsin, den eiweissartigen Körper der bittern Mandeln, der in Berührung mit Amygdalin aus diesem die Blausäure erzeugt, erwiesen. Bringt man einem Thier Emulsin und Amygdalin kurz nach einander in den Darm, so erfolgt rasch der Tod unter den Symptomen der Blausäurevergiftung; das nämliche tritt ein, wenn man beide Substanzen schnell nach einander in des Blut injicirt, oder wenn man Emulsin in das Blut und Amygdalin in den Darmcanal bringt, indem in letzterem Fall das Amygdalin schnell und unverändert resorbirt wird. Bringt man dagegen Emulsin in den Darm und Amygdalin direct ins Blut, so erfolgt keine Vergiftung, während doch nachweislich das Emulsin resorbirt wird. Hieraus kann nur geschlossen werden, dass das Emulsin nicht als solches resorbirt werden kann, sondern dass es zuvor eine Veränderung erfährt, in Folge deren es nicht mehr zersetzend auf das Amygdalin zu wirken vermag *).

Ueber die Resorption der Peptone vom Darm aus hat Funke Versuche nach Analogie der Versuche von Becker's über die Zuckerresorption angestellt. Er brachte Lösungen von an Kalk gebundenem Eiweisspepton (Eiweisspeptonkalk) in abgebundene Darmschlingen, tödtete dann die Thiere nach einigen Stunden und bestimmte die unresorbirt zurückgebliebenen Peptonmengen. Es ergab sich auch hier, dass im Anfang die resorbirte Menge am grössten ist, und dass dieselbe später abnimmt, dass ferner die Grösse der Resorption steigt mit dem Peptongehalt der Lösung, dagegen von der Grösse der resorbirenden Oberfläche fast unabhängig ist**).

§. 109. Aufsaugung der unorganischen Nahrungsstoffe.

Die unorganischen Nahrungsstoffe, nämlich das Wasser und die in Wasser gelösten Salze, werden in der ganzen Länge des Darmcanals aufgenommen. Ihre Resorption geschieht einfach nach endosmotischen Gesetzen, und zwar vorzugsweise durch die Blutgefässe, da

*) Bernard, leçons de physiologie, Paris 1855.

**) Funke, Archiv f. pathol. Anatomie, Bd. 13.

das in die Chyluswege in überwiegender Menge eindringende Fett und Eiweiss schwer mit Wasser und wässrigen Lösungen sich mischen. Das Wasser ist von allen Nahrungsstoffen derjenige, der am schnellsten und in grösster Menge resorbirt wird. Die Blutgefässe nehmen rasch beliebig grosse Quantitäten von Wasser, die dem Darm zugeführt wurden, aus diesem auf, um sie alsbald wieder durch die Secretionsorgane, namentlich durch die Nieren, auszuscheiden. Die Salze sind unter normalen Verhältnissen in so geringer Menge in dem aufgenommenen Wasser gelöst, dass sie ebenfalls fast vollständig von den Blutgefässen resorbirt werden, und auch hier werden geringe Ueberschüsse über den Bedarf des Blutes schnell wieder durch die Nieren entfernt. Diese so grosse Resorptionsfähigkeit des Wassers und der löslichen Salze erklärt sich daraus, dass denselben im Blute eine eiweissreiche Flüssigkeit gegenüber steht, deren endosmotisches Aequivalent sehr gross ist, die also leicht Wasser in grosser Menge zu sich herüberzieht, während sie fast nichts von ihren Bestandtheilen an das gegenüberstehende Wasser abgiebt. Eine Ausnahme von diesem Verhalten entsteht nur, wenn Salze von ziemlich hohem endosmotischem Aequivalent (z. B. Kochsalz, Glaubersalz, Bittersalz) in den Darm eingeführt werden. Diese bewirken dann, dass die Diffusion sich umkehrt, d. h. dass mehr Wasser aus dem Blut in den Darm als aus dem Darm in das Blut tritt. Hierauf beruht die purgirende Wirkung der Mittelsalze.

Dass die purgirende Wirkung der Mittelsalze endosmotisch zu erklären sei, hat schon Liebig behauptet. Aubert glaubte jedoch gefunden zu haben, dass jene Salze, wenn man sie in das Blut injicirt, die nämliche Wirkung äussern. Buchheim hat jedoch dargethan, dass z. B. die Injection von Glaubersalz ins Blut im Gegentheil den Darminhalt wasserärmer macht und daher Verstopfung bewirkt. Hierdurch ist die endosmotische Theorie von der Wirkung der Mittelsalze wieder hergestellt *).

Ueber das Verhältniss der Secretionsorgane, besonders der Nieren, zu dem Ueberschuss des resorbirten Wassers und der Salze vergl. die Physiologie der Absonderungen.

§. 110. Aufsaugung durch die Lymphgefässe.

Die Chylusgefässe bilden, wie in §. 102 erwähnt wurde, nur einen Theil des allgemeinen Lymphgefässsystems. Wie die Chylusgefässe die Ernährungsflüssigkeit aus dem Darm, so nehmen die übrigen Lymphgefässe den Ueberschuss der durch das Blut den sämmtlichen Organen zugeführten Ernährungsflüssigkeiten aus den Gewebslücken dieser Organe auf. Der functionelle Unterschied der Chylus- und Lymphgefässe besteht also

*) Aubert, Zeitschr. f. rat. Med. N. F. Bd. 2. Buchheim, Archiv f. phys. Heilk., Bd. 13.

darin, dass die Chylusgefässe neuen Nahrungsstoff aus dem Darmrohr resorbiren, während die Lymphgefässe den nicht verbrauchten Rest des durch das Blut den Geweben zugeführten Nahrungsstoffes aufnehmen und wieder dem Blut zuführen. Dieser Unterschied verschwindet jedoch in der verdauungsfreien Zeit, in welcher der Darm von Nahrungsstoffen leer ist: dann erhalten die Chylusgefässe die Function gewöhnlicher Lymphgefässe.

In die Gewebslücken, aus welchen die Wurzeln der Lymphgefässe hervorgehen, münden die Blutcapillaren wahrscheinlich direct vermittelst jenes Systems von Bindegewebszellen und deren Ausläufern, welches alle Gewebe durchsetzt, so dass, nachdem in den Haargefässen und in dem sie fortsetzenden Bindegewebszellensystem die zur Ernährung nothwendigen Stoffe in die Gewebe transsudirt sind, der übrig bleibende Rest der Blutbestandtheile unmittelbar aus jenem Bindegewebszellensystem in die Gewebslücken und in die Lymphgefässe übertritt. Da aber auf dem Weg durch die Haargefässe dem Blute die aus dem Verbrauch und der Zersetzung der Gewebe hervorgegangenen Stoffe sich beimengen, so kann angenommen werden, dass auch ein Theil dieser Zersetzungsproducte mit in die Lymphgefässe übertritt. Es sind hiernach die Lymphgefässe in jeder Beziehung als Organe zu betrachten, die dem Venensystem beigeordnet sind. Ein Theil der nach dem Verbrauch der Gewebe übrig gebliebenen und aus der Zersetzung derselben hervorgegangenen Stoffe tritt durch die Haargefässe unmittelbar in die Venen über, ein anderer wird erst von den Lymphgefässen aufgenommen und tritt dann später als Lymphe wieder in das Venensystem zurück. Da die Lymphgefässe hierbei diejenigen Stoffe aufnehmen, die erst das feine Canalsystem von Bindegewebszellen und Gewebslücken, welches sich an die Haargefässe anschliesst, durchwandert haben, während die Venen unmittelbar in den Haargefässen wurzeln, so ist es erklärlich, dass die Lymphe in ihrer Beschaffenheit weit mehr als das Venenblut von dem Blute der Arterien abweicht.

Dass die Bindegewebszellen und ihre Ausläufer ein System feinster Saftcanäle darstellen, welches sich an das Blutgefässsystem anschliesst, hat zuerst Virchow hervorgehoben, und nachdem Wittich gezeigt hat, dass jene Zellen und ihre Ausläufer an einzelnen Orten, wie in den Sehnen, in der Hornhaut, sich injiciren lassen, also hohl sind, ist für jene schon zuvor äusserst wahrscheinliche Annahme auch ein directer Beweis gewonnen. Dass die Ausläufer der Bindegewebszellen mit den Gewebslücken oder peripherischen Lymphräumen communiciren, ist ein Schluss, der sich zunächst auf das Verhalten der Bindegewebszellen in den Darmzotten stützt, und der, wenn er auch bis jetzt nicht direct erweisbar ist, doch eine sehr grosse Wahrscheinlichkeit für sich hat. Ein gewisser Zusammenhang zwischen Blut- und Lymphgefässsystem ergiebt sich ausserdem nothwendig aus den in §. 114 zu erörternden Thatsachen über die Abhängigkeit der Lymphabsonderung von dem Blutdruck. Für den Ursprung der Lymphgefässe aus Gewebslücken spricht theils schon die Existenz dieser letztern, theils die in vielen Fällen

in denselben vorkommende Ansammlung einer Flüssigkeit, welche mit der Lymphe die grösste Aehnlichkeit hat, das so genannte Oedem. Das Oedem kann, wie Ludwig nachgewiesen hat, nur betrachtet werden als eine Ansammlung von Lymphe in den peripherischen Lymphräumen. Eine solche Ansammlung entsteht entweder durch gehinderten Rückfluss des Venenblutes oder auch durch gehinderten Rückfluss der Lymphe in den Lymphgefässstämmen. Dieselben Gewebslücken, in welchen sich das Oedem findet, lassen sich auch von den Lymphgefässstämmen aus injiciren *).

Die Lymphgefässe können nicht nur den Ueberschuss der durch das Blut ausgeschiedenen Ernährungsstoffe nebst einem Theil der Zersetzungsstoffe der Organe in das Blut wieder zurückführen, sondern sie nehmen überhaupt gelöste oder lösliche Stoffe, die in die Lymphräume gelangen, auf und führen sie in das Blut über. So können namentlich Gifte, die in Wunden gebracht werden, durch die von den Lymphgefässen geschehende Aufsaugung allgemeine Vergiftungserscheinungen veranlassen. Doch stehen auch in dieser Beziehung die Lymphgefässe gleichwerthig mit den Venen da, indem in Wunden gebrachte Stoffe ebensowohl in die Anfänge der Lymphgefässe als in die Haargefässe und aus diesen in die Venen, ja sogar direct in die letzteren dringen können. Wenn man daher die Lymphgefässe eines Theils unterbindet, so ist noch Aufsaugung durch die Venen, und wenn man die Venen unterbindet, so ist noch Aufsaugung durch die Lymphgefässe möglich. Durch die letzteren geschieht aber die Aufsaugung um so viel langsamer, wie die Lymphe sich langsamer bewegt als das Venenblut.

Magendie hat zuerst nachgewiesen, dass, wenn man sämmtliche Lymphgefässe eines Theils durchschneidet, trotzdem Gifte, die unterhalb der Durchschnittsstelle applicirt werden, noch eine tödtliche Wirkung äussern, und zwar treten die Vergiftungserscheinungen mit ebenso grosser Geschwindigkeit auf, als wenn die Lymphgefässe nicht unterbunden sind. Magendie vermuthete daher, dass nur durch die Blutgefässe Resorption stattfinde, und dieser Schluss schien sich insofern zu bestätigen, als Emmert, Henle, Dusch u. A. nach Unterbindung der Blutgefässe keine Vergiftung durch Narcotica mehr unterhalb der Unterbindungsstelle bewirken konnten. Dagegen sah Emmert Blutlaugensalz von solchen der Blutcirculation beraubten Stellen aus durch die Lymphgefässe resorbirt werden und in den Harn übergehen, ebenso fanden Tiedemann und Gmelin Salze und Farbstoffe zuweilen in das Blut übergehen. Henle stellte daher die Hypothese auf, dass die Nacotica desshalb nicht durch die Lymphgefässe resorbirt werden könnten, weil sie lähmend auf die Lymphgefässwände einwirkten. Dagegen erwies Stannius, dass die Narcotica, wie alle resorptionsfähigen Stoffe, durch die Lymphgefässe ebenso wie durch die Blutgefässe aufgenommen werden, und dass nur ihre Ueberführung in das Blut eine weit längere Zeit in Anspruch nimmt und daher leicht übersehen werden kann**).

*) Virchow, Verhandlungen der Würzburger physikalisch-med. Ges., Bd. 2. von Wittich, Archiv f. path. Anatomie, Bd. 9. Ludwig, österr. medicinische Jahrbücher, 1863.

**) Dusch, Zeitschr. f. rat. Med., Bd. 4. Stannius, Archiv f. physiol. Heilk., Bd. 11.

2. Chylus und Lymphe und ihre Bewegung.

§. 111. Chylus und Lymphe.

Chylus und Lymphe sind zwei Flüssigkeiten von wesentlich ähnlicher Zusammensetzung. Ihr Unterschied besteht hauptsächlich darin, dass in der Lymphe die geformten Theile und die festen Stoffe in weit spärlicherer Menge enthalten sind als im Chylus. Beide Flüssigkeiten enthalten mehr oder minder zahlreiche Zellen suspendirt, die man als Lymphkörperchen oder auch als Chyluskörperchen bezeichnet. Es sind dies Zellen von $^{1}/_{500}$ bis $^{1}/_{250}'''$ Grösse, von kugeliger Form, körnigem, zuweilen Fettkügelchen oder sogar Pigmentkörnchen führendem Inhalt, und mit einem Kern, der gewöhnlich erst auf Zusatz von Wasser oder Essigsäure sichtbar wird, und der oft entweder an sich schon in der Theilung begriffen ist oder auf Zusatz jener Reagentien eine auffallende Neigung zeigt in Theilstücke zu zerfallen. (Fig. 32,



Fig. 32.

Lymphkörperchen von verschiedener Form und Grösse.) Viele Lymphkörperchen haben eine deutliche Membran, die sich auf Zusatz von Essigsäure abhebt und dann sich auflöst; andere zeigen durchaus keinen Gegensatz von Membran und Inhalt. In der Lymphe finden sich neben den Lymphkörperchen auch vereinzelte Blutkörperchen vor; sie sind verhältnissmässig zahlreich in der Milzlymphe, und wahrscheinlich stammen die im Milchbrustgang zu findenden Blutkörperchen von der letzteren ab. Im unvermischten Chylus trifft man die Blutkörperchen so selten, dass es zweifelhaft ist, ob sie normale Bestandtheile desselben sind. Ausser ihren Zellen enthält die Lymphe nur äusserst spärliche Molecularkörner, sie bildet daher eine klare, selten schwach opalisirende Flüssigkeit. Dagegen sind im Chylus Molecularkörner in sehr grosser Menge und Fetttröpfchen enthalten. Die Molecularkörner zeigen eine lebhafte Molecularbewegung. Der Chylus erhält durch die Molecularkörner und Fetttröpfchen ein milchiges oder mindestens stark opalisirendes Aussehen. Die Flüssigkeit, in welcher die geformten Elemente schwimmen, bezeichnet man als das Plasma von Chylus und Lymphe.

Die chemischen Hauptbestandtheile des Chylus und der Lymphe sind Eiweisskörper, Fette, Extractivstoffe und Salze; in beiden Flüssigkeiten ist Zucker und Harnstoff nachgewiesen. Die Lymphkörperchen

bestehen ihrer Hauptmasse nach aus einem Eiweisskörper und Fett, das letztere ist zumeist in Körnchen in denselben abgelagert. In dem Plasma ist gewöhnliches Eiweiss (Natronalbuminat) und Fibrin enthalten. Das seines Faserstoffs beraubte Plasma bezeichnet man als Lymphserum. Die Molecularkörner sind feine, von einer äusserst dünnen Eiweisshülle umgebene Fettpartikelchen.

Ueber die Lymphkörperchen lässt sich bis jetzt nur sagen, dass sie aus einem Eiweisskörper und aus Fett bestehen, und zwar scheinen diese beiden Hauptbestandtheile in einem sehr verschiedenen Mengenverhältnisse in den Lymphkörperchen vorzukommen. Namentlich scheint es, dass viele Lymphkörperchen einen Verfettungsprocess erfahren, dass in ihnen also der Fettgehalt zunimmt auf Kosten des Eiweissgehalts. H. Müller wies nach, dass die namentlich im Chylus vertretenen Molecularkörner aus Fett und einer Eiweisshülle bestehen, indem er zeigte, dass Zusatz von Essigsäure, welche die Eiweisshülle löst, zusammenfliessende Fetttropfen erscheinen lässt; ebensolche bilden sich bei der Behandlung von eingetrocknetem Chylus mit Wasser. Dagegen wirkt Aether durch die Eiweisshülle hindurch lösend auf das Fett ein. Harnstoff wurde von Wurtz im Chylus wie in der Lymphe nachgewiesen, Zucker im Chylus von Lehmann, in der Lymphe von Colin und von Krause*).

Neben ihrer Uebereinstimmung in morphologischer und chemischer Beziehung zeigen jedoch anderseits Chylus und Lymphe beträchtliche Unterschiede; der Chylus selbst ist je nach Art und Menge der Nahrung verschieden zusammengesetzt, und die Lymphe ist eine je nach dem Körpertheil, von welchem sie stammt, wechselnde Flüssigkeit.

Der Chylus, welcher zur Zeit der Verdauung sich in den Chylusgefässanfängen der Zotten befindet, enthält noch keine Lymphkörperchen und nur spärliche Molecularkörner. Er besteht, namentlich nach dem Genuss fettreicher Nahrung, fast ganz aus dicht gedrängten Fettkügelchen von $^1/_{500}$ bis $^1/_{1000}'''$ Grösse, die sich mit einer Eiweisshülle umgeben. Nach dem Durchtritt des Chylus durch die Darmhäute treten dann wenige Lymphkörperchen in demselben auf, die Fettkügelchen nehmen ab, sie sind sehr bald fast ganz verschwunden, und an ihrer Stelle findet man einen Staub nicht mehr messbarer Molecularkörner. In grösserer Quantität kommen die Lymphkörperchen erst nach dem Durchtritt des Chylus durch die Mesenterialdrüsen zum Vorschein, ebenso scheint sich in diesen erst der Faserstoff zu bilden. Der so in den Milchbrustgang gelangende und sich hier mit Lymphe vermischende Chylus ist eine alkalisch reagirende Flüssigkeit, die kurze Zeit nach ihrer Entleerung ein weiches Faserstoffgerinnsel ausscheidet, und die zuweilen an der Luft deutlich eine röthliche Färbung annimmt. Die Zusammensetzung des Chylus aus dem

---

*) Nasse, Art. Chylus, in Wagner's Handwörterb. der Physiologie, Bd. 1. Derselbe, Art. Lymphe, ebend. Bd. 2. H. Müller, Zeitschr. f. rat. Med., Bd. 3. Wurtz, comptes rendus, 1859, t. 49. Lehmann, physiol. Chemie, Bd. 2. Colin, journal de physiologie, t. I.

Milchbrustgang ist eine ziemlich wechselnde. Die Menge seiner festen Bestandtheile schwankt bei verschiedenen Thieren zwischen 2 und 10 Proc., im Mittel beträgt sie ungefähr 7 Proc. Sein specifisches Gewicht schwankt zwischen 1,012 und 1,022. Am meisten ist unter den festen Bestandtheilen das Eiweiss vertreten, das nicht nur in den Lymphkörperchen, sondern auch in Lösung in dem Lymphplasma vorkommt; dem letzteren allein gehört der Faserstoff zu. Das Albumin des Serums ist mit Natron verbunden (Natronalbuminat). Ein weiterer im Serum sowohl wie in den Körperchen vorkommender Bestandtheil ist Fett; in dem ersteren findet sich zugleich eine kleine Menge verseifter Fette, sowie Zucker, Harnstoff und milchsaure Alkalien. Unter den anorganischen Salzen überwiegt das Chlornatrium, in geringerer Menge sind Chlorkalium und phosphorsaure Alkalien sowie phosphorsaure Erden vorhanden.

Genaue Analysen des Chylus konnten immer nur mit dem Inhalt des ductus thoracicus vorgenommen werden, also mit einem Chylus, der nicht nur mit Lymphe untermischt ist, sondern der auch schon sämmtliche Chylusdrüsen durchwandert hat. Es existiren bis jetzt nur drei ältere vergleichende Analysen von Tiedemann und Gmelin über die Zusammensetzung des Chylus vor den Mesenterialdrüsen, hinter den Mesenterialdrüsen und aus dem Milchbrustgang. Hiernach nimmt die Menge der festen Bestandtheile beim Durchtritt durch die Mesenterialdrüsen und noch mehr beim Eintritt in den ductus thoracicus, hier ohne Zweifel durch die Beimengung der Lymphe, ab. Ebenso vermindert sich zusehends das Fett, wovon ein kleinerer Theil verseift, ein grösserer in den Drüsen zur Zellenbildung verwendet zu werden scheint. Der Faserstoff dagegen soll nach Tiedemann und Gmelin erst hinter den Mesenterialdrüsen auftreten, was von Andern geleugnet wird; jedenfalls sind die Mesenterialdrüsen die Hauptbildungsstätten desselben, und es mag sich übrigens mit ihm ähnlich wie mit den Lymphkörperchen verhalten, die ebenfalls in geringer Menge schon in den Follikeln des Darms gebildet werden.

Da sich Chylus in erheblicherer Menge immer nur mit Hülfe der Vivisection gewinnen lässt, so versteht es sich von selbst, dass wir über die quantitative Zusammensetzung des menschlichen Chylus gar keine Angaben besitzen. Die grossen Verschiedenheiten, welche die Analysen überhaupt in Bezug auf die Zusammensetzung des Chylus ergeben, erklären sich theils aus der Verschiedenheit der Thiere, welche man benützte, theils aus der Verschiedenheit der Nahrung, welche die Thiere zuvor genossen hatten.

Ueber den Einfluss der Nahrung wissen wir nur, dass reichliche Nahrung den Gehalt an festen Bestandtheilen, namentlich an Fett und Eiweiss zunehmen lässt. Zuführung von Fett bedingt unmittelbar Vermehrung des Fettgehalts, dagegen wird nach Lehmann durch Zuführung von Kohlenhydraten das Chylusfett nicht vermehrt.

Als Mittel aus einer grossen Anzahl von Chylusanalysen aus dem ductus thoracicus von Pferden erhielt C. Schmidt folgende Zahlen:

Wasser	95,8 Proc.
Eiweisskörper (Eiweiss und Faserstoff)	3,05 „

Zucker, Harnstoff,	
Extractivstoffe u. s. w.	0,40 Proc.
Mineralbestandtheile	0,75 „

Das Eiweiss überwiegt sehr im Verhältniss zum Fibrin, letzteres macht nur 0,1—0,2 Proc. aus. Unter den Mineralbestandtheilen bildet Chlornatrium reichlich $^2/_3$, nämlich über 0,5 Proc., ungefähr 0,12 Proc. findet sich in der Asche an freiem Natron nebst einer Spur freien Kalis (im Chylus an Eiweiss gebunden). Der Gehalt an Fetten und Fettsäuren ist sehr wechselnd je nach der Nahrung: er schwankt bei Pferden zwischen kleinen Bruchtheilen eines Procent und 0,5 Proc. Bei der Katze, dem Hunde und dem Esel steigt er bis über 3 Proc.

Die Lymphe, welche die Gewebslücken und die feinsten Verzweigungen der Lymphgefässe enthalten, ist unter normalen Verhältnissen in so geringer Menge vorhanden, dass sie sich in Bezug auf ihre Eigenschaften nicht untersuchen lässt. Insofern jedoch das Oedem als abnorme Lymphansammlung betrachtet werden kann, lässt sich angeben, dass diese peripherische Lymphe eine vollkommene klare Flüssigkeit ist, die keine Spur von Formelementen enthält. Sie führt gelöst geringe Mengen eines Faserstoff, der sich durch langsame Gerinnung auszeichnet, sodann Eiweiss, Spuren von Harnstoff und anorganische Salze, unter denen wieder das Chlornatrium überwiegend ist. Im Wesentlichen also hat diese peripherische Lymphe dieselbe Zusammensetzung wie das Serum des Chylus, wenn man sich aus demselben sämmtliche geformten Theile, nämlich die Lymphkörperchen, die Fettkügelchen und Molecularkörner, und den durch diese verursachten Ueberschuss an Eiweiss und Fett hinwegdenkt.

Die Lymphe dagegen, die man aus den grösseren Lymphgefässstämmen von Menschen und Thieren oder aus dem Milchbrustgang hungernder Thiere gewinnt, enthält dieselben Formelemente wie der durch Drüsen gewanderte Chylus, nämlich Lymphkörperchen, Fetttröpfchen, Molecularkörner und zuweilen Blutkörperchen, sämmtliche Elemente nur in viel spärlicherer Menge. In chemischer Beziehung verändert sich daher die Lymphe in den Lymphdrüsen, indem sie an festen Bestandtheilen, vor Allem an Eiweisskörpern und Fetten, reicher wird. Nach der Aufnahme von Nahrung wird die Lymphe in grösserer Menge als im nüchternen Zustand ergossen und ist reicher an festen Bestandtheilen, namentlich an Eiweiss und Fett. Die Lymphe erfährt also in Folge der Aufsaugung dieselbe Veränderung wie der Chylus. Hieraus erklärt es sich, dass C. Schmidt bei gefütterten Pferden die im rechten Halslymphstamm enthaltene Lymphe fast genau gleich zusammengesetzt fand dem im Milchbrustgang enthaltenen Chylus.

Es versteht sich von selbst, dass das Oedem nicht als eine normale Lymphe betrachtet werden kann. Namentlich gilt dies in Bezug auf das quantitative Verhältniss seiner Bestandtheile. So ist z. B. der Faserstoff und Eiweissgehalt des Oedems wie der sogenannten Transsudate überhaupt ein sehr wechselnder, was offenbar von den pathologischen Bedingungen, unter denen das Oedem sich ge-

bildet hat, abhängt. Dagegen muss das Oedem, da es immerhin eine Stauung von Lymphe ist, über die qualitative Beschaffenheit der letzteren allerdings Aufschluss geben.

Virchow hat darauf aufmerksam gemacht, dass der Faserstoff der Lymphe ein von dem Faserstoff des Blutes etwas abweichendes Verhalten zeigt, indem er erst nach längerer Zeit gerinnt, wesshalb er denselben als „fibrinogene Substanz“ bezeichnet und als die Vorstufe des Blutfibrins ansieht, in das derselbe allmälig, während die Lymphe dem Blut zugeführt wird, übergehe. Es hängt dies mit der unten zu erwähnenden Ansicht Virchow's über den Ursprung des Lymphfaserstoffs zusammen.

Um die Differenzen in der Zusammensetzung des Chylus und der Lymphe zu veranschaulichen, stellen wir die Analysen beider Flüssigkeiten nach Gmelin zusammen:

	Lymphe	Chylus
Wasser	96,43	94,31 Proc.
Eiweiss	2,11	3,13 „
Faserstoff	0,19	0,48 „
Extractivstoffe u. Salze	1,06	1,20 „
Fett	Spuren	0,82 „

Eine Differenz in der Richtung, wie sie diese Analysen aufzeigen, findet sich jedoch nur, wenn man die Lymphe nüchterner Thiere mit dem Chylus gefütterter Thiere vergleicht. Entnimmt man den Thieren beide Flüssigkeiten unter gleichen Verhältnissen, so kann, wie aus den Untersuchungen C. Schmidt's hervorgeht, sogar die Lymphe reicher an festen Stoffen als der Chylus sein; im Ganzen aber stellt sich die Zusammensetzung fast übereinstimmend heraus, abgesehen von einem etwas grösseren Eisengehalt der Lymphe, welcher von dem Hämatin der beigemengten Blutkörperchen herrührt. Hiernach muss überhaupt die Unterscheidung von Chylus und Lymphe in dem bisherigen Sinne als ungerechtfertigt bezeichnet werden. Das ganze Lymphgefässsystem (Chylus- und Lymphgefässe) enthält in der nüchternen Zeit eine an festen Stoffen ärmere, in der Verdauungszeit eine daran reichere Flüssigkeit. Man kann nur die letztere Chylus, die erstere Lymphe nennen, wenn man überhaupt diese Bezeichnungen beibehalten will.

Für die genauere Kenntniss der chemischen Zusammensetzung von Chylus und Lymphe ist die getrennte Analyse der Formelemente dieser Flüssigkeiten, der Lymphkörperchen, und des Lymphserums von Wichtigkeit. Diese getrennte Analyse ist dadurch möglich, dass bei der Gerinnung der Faserstoff die Mehrzahl der Lymphkörperchen einschliesst: man unterwirft also den Lymphkuchen und das durch die Gerinnung seines Faserstoffs beraubte Lymphserum isolirt der Untersuchung. Die nach dieser Methode von C. Schmidt angestellten Analysen zeigen, dass namentlich das faserstofffreie Lymphserum von grosser Constanz der Zusammensetzung ist, während am Lymphkuchen, wahrscheinlich wegen seines wechselnden Gehalts an Faserstoff, etwas grössere Schwankungen zu bemerken sind. Im Mittel beträgt der Gehalt des Serums an festen Bestandtheilen 3,8 Proc., worunter ungefähr 3 Proc. Eiweiss und 1 Proc. Fett sich befinden. Der Gehalt des Kuchens an festen Bestandtheilen beträgt im Mittel 10,2 Proc., worunter ungefähr 3,5 Proc. Eiweiss, Fett

und Extractivstoffe und 5 Proc. Fibrin sich befinden. Zwischen den Mineralbestandtheilen des Lymphserums und der Lymphkörperchen zeigt sich ein bestimmter Gegensatz, indem im Serum namentlich das Natron, in den Körperchen das Kali und die Phosphorsäure überwiegt.

Die von C. Schmidt mit dem Chylus und der Lymphe von Pferden vorgenommenen gesonderten Analysen des Chylus- und Lymphserums und des Chylus- und Lymphkuchens beweisen, dass die Zusammensetzung beider bei gefütterten Thieren eine ziemlich constante ist. In vier, theils mit dem Inhalt des Halslymphstamms, theils mit dem Inhalt des Milchbrustgangs vorgenommenen Analysen schwankt der Gehalt des Serums an festen Bestandtheilen nur zwischen 3,5 und 4,2 Proc., der Gehalt des Kuchens an festen Bestandtheilen schwankt zwischen 9,2 und 11,2 Proc., die festen Theile der Gesammtlymphe (Serum und Kuchen zusammengenommen) wechseln zwischen 3,6 und 4,4 Proc. In Betreff der Mineralbestandtheile zeigte die Vergleichung von Serum und Kuchen in einem Fall z. B. folgende Vertheilung:

Gesammtmenge der Mineralbestandtheile	0,736	0,966 Proc.
Chlornatrium	0,565	0,607 „
Natron	0,130	0,060 „
Kali	0,011	0,107 „
Schwefelsäure	0,008	0,018 „
Phosphorsäure, an Alkalien gebunden	0,002	0,015 „
Phosphorsaure Erden	0,020	0,159 „

§. 112. Menge des Chylus und der Lymphe.

Die Gesammtmenge des Chylus und der Lymphe zu bestimmen, die innerhalb einer gewissen Zeit in das Lymphgefässsystem ergossen und aus diesem in das Blut übergeführt wird, ist bis jetzt nicht mit hinreichender Genauigkeit möglich gewesen. Man hat schätzungsweise Bestimmungen versucht, indem man bei Thieren theils den Chylus aus dem Milchbrustgang, theils die Lymphe aus einem der grösseren Lymphgefässstämme eine Zeit lang auffieng und aus der erhaltenen Menge die Gesammtmenge von Chylus und Lymphe berechnete, welche das Thier während eines Tages erzeugt. Da jedoch die Menge beider Flüssigkeiten differirt nach der Zeit, die seit der Nahrungsaufnahme verflossen ist, und da überdies die von einem bestimmten Körpertheil erzeugte Lymphmenge keinen sichern Schluss auf die von den übrigen Theilen erzeugten Mengen erlaubt, so können alle in dieser Beziehung vorgenommenen Schätzungen nur sehr näherungsweise richtig sein. Nach C. Schmidt strömt innerhalb 24 Stunden nahezu ebensoviel Chylus und Lymphe in das Blut über, als die gesammte Blutmenge beträgt. So lieferten Pferde bei gewöhnlichem Heufutter durch den Milchbrustgang etwa 6,6 Proc. ihres Körpergewichts an Chylus und Lymphe. Durch den rechten Halslymphstamm dagegen, der die Lymphe aus der rechten

Kopf- und Halshälfte zurückführt, 14 Proc. dieser Theile. Combinirt man beide Zahlen, so ergibt sich ungefähr $^1/_{12}$ des Körpergewichts als tägliche Chylus- und Lymphmenge, eine Zahl, die, wie wir später sehen werden, den approximativen Bestimmungen der Gesammtblutmenge gleichkommt. Von dieser ganzen Chylus- und Lymphmenge kommt wahrscheinlich nur etwa die Hälfte auf den Chylus, die andere Hälfte aber auf die Lymphe. Es stammt sonach bloss die Hälfte der Chylus- und Lymphmenge direct aus der Nahrung, die andere Hälfte wird vom Blute geliefert, tritt aus diesem durch die Gewebslücken in die Anfänge der Lymphgefässe über.

Die Methode, durch welche Schmidt zu bestimmen suchte, wie viel von der gesammten Chylus- und Lymphmenge auf den Chylus, wie viel auf die Lymphe kommt, ist sehr sinnreich, obgleich nicht ganz sicher. Schmidt suchte zunächst, indem er während einer gegebenen Zeit Chylus aus dem Milchbrustgang und Lymphe aus dem rechten Halslymphstamme auffing, die Gesammtmenge, die von beiden innerhalb 24 Stunden erzeugt wird, direct zu ermitteln, er erhielt hierbei die oben angegebenen Zahlen. Sodann stellte er durch Vergleichsanalysen der Nahrung und der Excremente die Menge der resorbirten Stoffe fest. Darnach ergab sich diese zu 3,4 Kilogr. für ein Kilogr. Thier täglich, während bei denselben Pferden die gesammte den Milchbrustgang täglich durchströmende Chylus- und Lymphmenge zu 6,13 Kilogr. gefunden wurde. Hiernach konnten also höchstens 3,4 Kilogr. direct aus der Nahrung bezogen werden, 2,73 Kilogr. aber mussten als Lymphe aus dem Blute abstammen. Schmidt ermittelte ferner durch vergleichende Analysen, dass der in den Milchbrustgang gelangende Chylus die Albuminate und die Mineralbestandtheile etwa in denselben Mengeverhältnissen enthält, wie sie auch in der Nahrung enthalten sind, während die letztere an andern organischen Stoffen weit mehr, an Wasser dagegen nur etwa die Hälfte der im Chylus enthaltenen Menge führt. 100 Kilogr. Thier nahmen täglich in der Nahrung auf:

	Wasser.	Albuminate.	Andere organische Stoffe.	Salze.
	1602,9	103,7	1117,9	28,8 Gr.
3,4 Kilogr. Chylus enthalten:	3257,2	103,7	13,6	28,8 „
Differenz:	— 1654,3		+ 1104,3	

Hiernach müssen 100 Kilogr. Thier täglich 1654,3 Gr. des im Chylus enthaltenen Wassers aus einer andern Quelle bezogen haben als unmittelbar aus der Nahrung. In letzter Instanz kann diese Quelle wieder nur das Blut sein, sei es nun, dass das letztere in den Chylusdrüsen Wasser an den Chylus abgiebt, oder sei es, dass es das Wasser in den Darm secernirt, von wo es in den Chylus eintritt. 1104,3 Gr. organischer Stoffe (namentlich Fette und Kohlenhydrate) müssen dagegen entweder unmittelbar von dem Blut resorbirt werden, oder schon aus den Anfangswegen des Chylussystems, besonders in den Chylusdrüsen, in das Blut übergetreten sein.

Schon vor Schmidt hat Bidder bei Hunden und Katzen Bestimmungen der durch den duct. thoracicus abfliessenden Chylus- und Lymphmenge versucht. Er schätzte die 24stündige Menge bei Katzen etwa gleich der gesammten Blutmenge, bei Hunden = $^2/_3$ derselben. Diese Schätzungen sind jedoch auf zu kurz dauernde Beobachtungen gegründet.

Ausserdem sind noch von W. Krause an Hunden und von Weiss an Pferden Bestimmungen ausgeführt worden, die sich aber nur auf die Menge der Lymphe (mit Ausschluss des Chylus) beziehen. Krause fand, dass Kopf und Hals eines Hundes im Mittel 34,8 Proc. des Gewichts dieser Theile täglich an Lymphe liefern (im Maximum 40,6, im Minimum 24,6 Proc.) Weiss dagegen fand für Kopf und Hals des Pferdes nur 20 Proc. (Maximum 21,1, Minimum 14,8) *).

§. 113. Bildung des Chylus und der Lymphe.

In den Anfängen des Chylus- und Lymphgefässsystems sind Chylus und Lymphe als unorganisirte Flüssigkeiten enthalten; ihre Formelemente, die Lymphkörperchen, empfangen beide erst in den Lymphdrüsen, der Chylus zu einem kleinen Theil auch in den Follikeln des Darms. Auch die übrige Beschaffenheit beider Flüssigkeiten ändert sich offenbar in den Drüsen in Folge der Wechselwirkung mit dem Blute. Dies gilt namentlich für den Chylus, der bei seinem Lauf durch die Mesenterialdrüsen an Fett und Zucker ärmer, dagegen an Wasser reicher wird, während der Gehalt an Albuminaten und Salzen ziemlich unverändert zu bleiben scheint. Weniger erheblich sind die Metamorphosen, welche die Lymphe in ihren Drüsen erfährt, wie sich daraus ergibt, dass die aus den grossen Lymphgefässstämmen ausfliessende Lymphe sich unmittelbar in ihrer Zusammensetzung begreifen lässt, wenn man sie als ein durch feine Poren filtrirtes Blut betrachtet. Bei einer solchen Filtration müssen die Blutzellen zurückbleiben, es muss ferner das im Serum enthaltene Eiweiss in geringerer Menge durchdringen, während die übrigen Serumbestandtheile unverändert in das Lymphgefässsystem übergehen können. In der That stimmt die Zusammensetzung der Lymphe mit dieser Annahme ziemlich nahe überein. Der feste Rückstand der Lymphe enthält nämlich weniger Albuminate und Fette und annähernd ebensoviel Salze als das Blutserum; der Gehalt an Extractivstoffen ist hingegen in der Lymphe etwas vermehrt, was offenbar von der Zersetzung der Gewebe herstammt. Nach C. Schmidt kann man sich daher vorstellen, dass das Serum des Blutes durch Transsudation unmittelbar zu Lymphe werde, indem von seinem Faserstoff ein Dritttheil, von seinem Eiweiss die Hälfte, Wasser, Zucker und Salze aber in nahezu unveränderter Menge in die Lymphgefässe übertreten. Ludwig und Tomsa haben ferner experimentell bestätigt, dass, wenn man bei getödteten Thieren in den Blutgefässen des Hodens einen künstlichen Blutstrom einleitet, aus den Lymphgefässen ein Filtrat hervorquillt, welches, ähnlich wie die Lymphe, ärmer an festen Bestandtheilen ist als das Blutserum.

---

*) C. Schmidt, bulletin de St. Petersbourg, t. III, 1861. Bidder, Müller's Archiv 1845. Krause, Zeitschr. f. rat. Med., N. F. Bd. 7. Weiss, Archiv f. pathologische Anatomie, Bd. 22.

Nach C. Schmidt muss, wie im vorigen §. erwähnt wurde, jedenfalls nahezu die Hälfte des den Milchbrustgang durchfliessenden Chylus als eigentliche Lymphe, d. h. als abstammend aus dem Blute betrachtet werden. Sind nun von den 6,13 Kilogr. Milchbrustganginhalt auf 101 Kilogr. Körpergewicht beim Pferde höchstens 3,4 als Chylus, 2,73 aber als Lymphe anzusehen, so lässt sich, unter der Voraussetzung, dass der Gehalt des Serums an Mineralbestandtheilen bei der Transsudation unverändert bleibt, die Menge des Blutes leicht berechnen, die zur Bildung jener 2,73 Kilogr. Lymphe erforderlich ist. Sie beträgt 5,67 Kilogr. Sonach spalten sich 5,67 Kilogr. Blut in 2,73 Kilogr. abfiltrirte Lymphe und 2,94 Kilogr. weiter kreisende Blutzellen nebst Serumrest *).

Ludwig und Tomsa stellten ihre Versuche mit faserstofffreiem Blutserum an. Es ergab sich, dass das Filtrat aus den todten Lymphgefässen ungefähr mit derselben Geschwindigkeit ausfliesst, mit welcher die Lymphe unter einem analogen Blutdruck abgesondert wird. Das benützte Blutserum enthielt 6,77—6,26 Proc. festen Rückstandes, das Filtrat dagegen lieferte 6,12—4,36 Proc. Dieser geringere Gehalt des Filtrates war nach den Versuchen von W. Schmidt, wornach Eiweiss in geringerer Procentmenge durch thierische Membran filtrirt, als es sich in der ursprünglichen Flüssigkeit befindet, zu erwarten. (Vergl. §. 30.) Die erhaltenen Werthe sind übrigens im Ganzen etwas grösser als die im Mittel für den festen Rückstand der Lymphe gewonnenen Zahlen. Diese schwanken nämlich ungefähr zwischen 3 und 6 Proc.**).

Wenn die Ansicht, dass die Lymphe wesentlich aus dem Blute transsudirt ist, weiterhin sich bestätigen sollte, so muss jedenfalls auch der Ursprung des Faserstoffs der Lymphe in dem Faserstoff des Blutes gesucht werden, und die in §. 109 erwähnte Ansicht Virchow's, dass derselbe aus der Zersetzung der Gewebe herstammt, ist dann kaum haltbar. Uebrigens sind ohne Zweifel auch die Lymphdrüsen, namentlich nach der Aufnahme reichlicher Nahrung, wo die Lymphe gehaltreicher wird, eine Stätte der Faserstoffbildung. Wenigstens tritt jedenfalls im Chylus erst nach dem Lauf durch die Mesenterialdrüsen ein erheblicher Faserstoffgehalt auf. Ob aber freilich auch hier der Faserstoff direct aus dem Blute stammt, oder ob er erst aus andern Albuminaten in der Drüse bereitet wird, ist unentschieden.

Wie in den Lymphdrüsen und in den geschlossenen Follikeln des Darms die Lymphkörperchen entstehen, ist noch nicht direct beobachtet. Zweifelsohne aber sind die Alveolen als die eigentlichen Bildungsstätten derselben anzusehen, wie ja auch die Follikel des Darms nur solche Lymphalveolen darstellen. Die in den Alveolen enthaltenen Drüsenzellen sind ohne Zweifel die Mutterzellen der Lymphkörperchen. Ausserdem vermehren sich die letzteren in den Chylus- und Lymphgefässen selbst durch Theilung.

Nach dem Vorgang von H. Müller und von Kölliker nahm man früher allgemein an, dass die Lymphkörperchen in den Chylus- und Lymphgefässen auf dem Weg der freien Zellenbildung entstünden. Brücke war der Erste, welcher die Lymphdrüsen als die einzigen Bildungstätten der Lymphkörperchen vertheidigte

*) C. Schmidt, a. a. O.

**) Ludwig und Tomsa, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 46.

und dafür die bedeutende Zunahme des Chylus an diesen Elementen nach seinem Durchtritt durch die Mesenterialdrüsen anführte. Die zuvor schon vorhandenen Lymphkörperchen leitete er aus den Peyer'schen Follikeln ab. Brücke beobachtete, dass der bei fettloser Nahrung vor dem Eintritt in die Mesenterialdrüsen ganz durchscheinende Chylus in denselben durch die Beimischung der Lymphkörperchen undurchsichtiger wurde. Nachdem die freie Zellenbildung jetzt allgemein aufgegeben ist, zweifelt Niemand mehr daran, dass die Lymphkörperchen in den Drüsen aus Mutterzellen hervorgehen, ihre Vermehrung durch Theilung hat Kölliker beobachtet *).

§. 114. Bewegung des Chylus und der Lymphe.

Chylus und Lymphe sind in ihren Gefässen fortan in einer Bewegung begriffen, die von den peripherischen Anfängen nach den grösseren Lymphstämmen hin gerichtet ist, und durch die daher die Ueberführung in das Venensystem erzielt wird. Die Geschwindigkeit, mit welcher diese Bewegung vor sich geht, ist eine äusserst langsame. Sie beträgt z. B. im Halslymphstamm junger Pferde nach Weiss nur 230 bis 297 Millim. in der Minute. Dem entsprechend ist auch der Druck, unter welchem die Lymphe fliesst, ein ziemlich unbedeutender. Weiss fand den Seitendruck im Halslymphstamm der Pferde gleich 10 bis 20 Millim. einer kohlensauren Natronlösung von 1,08 spec. Gewicht. Im Halslymphstamm der Hunde schwankt der Seitendruck nach den übereinstimmenden Versuchen von Noll und von Weiss zwischen 5 und 20 Millim. einer ähnlichen Lösung. Im Milchbrustgang der Pferde beträgt nach Letzterem der Seitendruck im Mittel 12 Millim. Quecksilber.

Die Kraft, durch welche Chylus und Lymphe in der angegebenen Richtung bewegt werden, hat ihren Sitz am peripherischen Anfang der Chylus und Lymphgefässe. Wenn man daher ein Gefäss comprimirt, so entleert sich der gegen die grösseren Gefässstämme hin liegende Abschnitt, während der gegen die Peripherie hin gelegene Abschnitt sich stärker anfüllt. Der Ursprung jener bewegenden Kraft ist für Chylus und Lymphe jedenfalls ein verschiedener. Für den Chylus kann nicht wohl eine andere Ursache als die Contraction der Zotten die bewegende Kraft bilden. Indem die Zotte bei ihrer Zusammenziehung den Inhalt des in ihr befindlichen Chylusschlauchs in das aus diesem entspringende Chylusgefäss hineinpresst, wird auf den in dem letzteren schon enthaltenen Chylus ein Druck ausgeübt, durch den er nach den grösseren Chylusstämmen hinbewegt wird. Erschlafft nun die Zotte wieder, so wird das Rück-

---

*) H. Müller, Zeitschr. f. rat. Med., Bd. 3. Kölliker, ebend. Bd. 4 und mikroskopische Anatomie, Bd. 2, 2. Brücke, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 9.

stürzen des Chylus gegen den Zottenraum durch die in den Chylusgefässen befindlichen Klappen verhindert, und es kann daher die Zotte nur vom Darm aus sich wieder anfüllen.

Für die Bewegung der Lymphe gibt der Erguss derselben in die Gewebslücken, aus welchen die Lymphgefässe entspringen, den ersten Anstoss. Insofern liegt also der erste Grund für die Bewegung in dem von dem Blute ausgeübten Filtrationsdruck. Eine Bestätigung hierfür bildet es, dass jede Steigerung des Blutdrucks, z. B. in Folge von Unterbindung der Venen, den Lymphstrom erhöht. Aber die nächste Ursache für die Bewegung der Lymphe liegt keineswegs in dem Blutdruck, da dieser zwar die Transsudation der Lymphe bewirken, nicht aber durch die äusserst feinen Poren, durch welche jene Transsudation geschieht, auf die abgesonderte Lymphe herüberwirken kann. Der Druck, durch welchen die Lymphe bewegt wird, kann vielmehr nur von den die Gewebslücken, in welchen die Lymphe sich ansammelt, begrenzenden Wandungen ausgehen. Zunächst ist es die Elasticität dieser Wandungen, durch welche ein um so grösserer Druck ausgeübt wird, je mehr durch Ansammlung von Lymphe die Wandungen ausgedehnt werden. Eine Vermehrung des Blutdrucks erhöht daher den Lymphstrom nur indirect durch Steigerung der Filtration in die Gewebslücken. Ausserdem kann durch ein von aussen her geschehendes Zusammendrücken der Wandungen dieser peripherischen Lymphräume die Entleerung der Lymphe bewirkt werden. Ein solches Zusammenpressen geschieht namentlich durch die Einwirkung der umgebenden Muskeln, wenn sich dieselben verkürzen. In Folge heftiger Muskelbewegungen nimmt daher der Lymphstrom der in Bewegung gesetzten Organe zu. Der in den peripherischen Räumen ausgeübte Druck wirkt bis in die grösseren Lymphstämme, und auch hier sichern die Klappen vor jeder Rückstauung der Flüssigkeit. Gegen den Milchbrustgang hin nimmt die Summe des überhaupt ausgeübten Drucks natürlich fortwährend ab, in jedem einzelnen Gefäss aber nimmt der Druck zu, weil eine Menge kleinerer Gefässe sich zu wenigen grösseren vereinigt hat, und im Milchbrustgang ist daher der Druck, unter dem die Lymphe strömt, und demzufolge auch ihre Geschwindigkeit am grössten, denn auf die im Milchbrustgang strömende Flüssigkeit hat sich der allerdings durch die Fortpflanzung sehr geschwächte Druck aus sämmtlichen peripherischen Chylus- und Lymphprovinzen übertragen. So erklärt das Zusammenmünden einer Menge von Chylus- und Lymphgefässen in grössere Stämme, deren Durchmesser aber weit geringer ist als der Durchmesser sämmtlicher Zweige, die in sie einmünden, zusammengenommen, die Möglichkeit, dass Chylus und Lymphe in einem continuirlichen Strom von den peripherischen Gewebslücken bis zum Ende des Milchbrustgangs fliessen, obgleich der Druck, der in jedem kleinsten Anfang dieses Gefässsystems die Bewegung bewirkt, ein ausserordentlich geringer ist.

Die Bewegung des Chylus und der Lymphe in dem Milchbrustgang

wird ausserdem durch die Athmungsbewegungen beeinflusst. Bei der Inspiration sinkt der Druck im Milchbrustgang, und die Wandungen desselben collabiren, indem schnell der Chylus in die Schlüsselbeinvene abfliesst; bei der Exspiration steigt der Druck, die Wandungen werden durch die anfüllende Lymphe ausgedehnt, weil durch die Zusammendrückung des Brustkastens der Chylus aus der Brusthöhle zurückzufliessen strebt, und da er dies wegen der anwesenden Klappen nicht kann, in dem Milchbrustgang gestaut wird. Im Ganzen werden daher durch die Athmungsbewegungen Chylus und Lymphe in das Venensystem hineingepumpt, und durch sehr beschleunigte Athmungsbewegungen wird desshalb auch der Mitteldruck in dem Milchbrustgang vergrössert.

Den Einfluss, welche eine Erhöhung oder Verminderung des Blutdrucks auf den Lymphstrom ausübt, hat Ludwig gemeinsam mit Krause und mit Tomsa nachgewiesen. Er erhöhte den arteriellen Druck theils durch Unterbindung der Venen, theils durch Durchschneidung des Sympathicus am Halse Die erstere Operation erhöhte in allen Fällen, die zweite aber nur zuweilen den Lymphstrom. Eine Verminderung des arteriellen Drucks wurde zuerst durch Unterbindung beider Carotiden am Halse bewirkt. Aber der Erfolg blieb hier aus, der Lymphstrom zeigte sich nicht merklich vermindert. Doch war auch dieser Versuch nicht einwurfsfrei, da hier leicht ein collateraler Kreislauf sich eröffnen konnte. In seinen neuesten gemeinsam mit Einbrodt und Tomsa unternommenen Versuchen brachte daher Ludwig durch einen in die vena jugularis eines Hundes eingebrachten Katheter eine Blase in den rechten Herzvorhof, die sodann aufgeblasen wurde, und die, indem sie den Vorhof vollständig ausfüllte, das Blut verhinderte in den rechten Ventrikel zu strömen. Dadurch staut sich also das Blut in den grossen Venen, und die Arterien bekommen keine Zufuhr mehr. Der Druck in der Carotis sank daher sogleich beträchtlich, und der Lymphstrom hörte entweder ganz auf oder wurde doch sehr vermindert. Ein weiterer Beweis für den Einfluss des Blutdrucks liegt in den schon im §. 113 erwähnten Versuchen Tomsa's, wornach noch in der Leiche durch Injection von Flüssigkeiten in die Blutgefässe ein Abfluss aus den Lymphgefässen erzeugt wird.

Dass durch Muskelbewegungen, sowie auch durch Druck auf die peripherischen Lymphräume, der Lymphstrom erhöht wird, hatten schon Ludwig und Noll beobachtet. Krause hat dann gefunden, dass durch Reizung der Mundschleimhaut (des Trigeminus) oder auch durch Reizung des blossgelegten nervus facialis bis zum Eintritt von Krämpfen in den Gesichtsmuskeln der Abfluss der Lymphe beschleunigt wird. Donders war hiernach geneigt, einen directen Einfluss der Nervenerregung auf die Lymphabsonderung anzunehmen, ähnlich wie sie bei der Secretion des Speichels vorkommt. Dagegen bemerkte Ludwig, dass es niemals durch Reizung der Nerven gelingt, eine völlig stockende Lymphabsonderung hervorzurufen, sondern immer nur eine bereits vorhandene zu verstärken. Dies erklärt sich nur, wenn man annimmt, dass die Nervenerregung nicht selbst Absonderung von Lymphe erzeugt, sondern bloss durch die Contraction der Muskeln entleerend auf die Räume wirkt, in welchen sich Lymphe angesammelt hat. Auch bewirkt die Erregung der Nerven solcher Organe, die nicht mit quergestreiften Muskeln versehen sind, wie des Hodens, keine Vermehrung der

Lymphabsonderung. Die Reizung der Mundschleimhaut wirkt offenbar nur durch reflectorische Krämpfe *).

Die Veränderungen des Seitendrucks im Milchbrustgang bei den Athmungsbewegungen hat Weiss unter Bidder's Leitung studirt. Er fand den mittleren Druck durch frequentere Athembewegungen von 12 auf 15 Millim. Quecksilber steigen. Bei der Inspiration kam es häufig zu einem negativen Druck, der im Maximum 5,78 Millim. betrug. Die Druckschwankungen bei In- und Exspiration sind sonach ziemlich beträchtlich. Die Strömungserscheinungen im Milchbrustgang, wie sie durch die Athmungsbewegungen regulirt werden, gleichen vollständig denjenigen in den grossen Venen, die im Capitel über Blutbewegung, auf das wir hiermit verweisen, ausführlicher zu erörtern sind **).

3. Die Blutbereitung.

§. 115. Blutbildung aus Chylus und Lymphe.

Chylus und Lymphe erfahren auf ihrem Weg in das Venensystem eine allmälige Umwandlung, durch die sie in ihrer Zusammensetzung dem Blute immer ähnlicher werden. Diese Umwandlung besteht in einer Zunahme der festen Bestandtheile überhaupt, welche übrigens vorzugsweise die Eiweisskörper trifft, während Fett und Zucker an Menge abnehmen. Die Zunahme der Eiweisskörper ist theils durch die grössere Menge von Faserstoff im Serum, theils durch die Zunahme der aus einer fest-flüssigen Albuminsubstanz bestehenden Lymphkörperchen bedingt. Die Stätten dieser Umwandlungen sind die Lymphdrüsen. Sie bilden aus Chylus und Lymphe eine Flüssigkeit, deren Plasma mit dem Blutplasma schon fast übereinstimmt, während ihre Zellen durch eine innere Metamorphose in Blutzellen übergehen können. Diese innere Metamorphose, wodurch die Lymphkörperchen direct in Blutkörperchen sich umwandeln, scheint zum Theil in den Chylus- und Lymphgefässen, zum grösseren Theil aber erst in der Blutbahn vor sich zu gehen. Wahrscheinlich sind die namentlich in den grösseren Chylus- und Lymphgefässen vorkommenden rothen Blutkörperchen als solche Umwandlungsproducte von Lymphkörperchen zu betrachten. Dagegen scheint es, dass nicht alle Lymphkörperchen dieses Ziel erreichen. Viele erfahren sichtlich unter theilweiser Verfettung einen körnigen Zerfall und lösen dann wahrscheinlich im Plasma sich auf.

Direct nachgewiesen ist der Uebergang der Lymphkörperchen in Blutkörperchen noch nicht unzweifelhaft Allerdings sind manchmal im Blute blassere Blutkörperchen oder gelblich gefärbte Lymphkörperchen zu finden, ob man es aber dabei gerade mit Uebergangsformen zu thun hat, bleibt fraglich. Die Annahme aber, dass jene Umwandlung in Blutkörperchen wirklich stattfindet, ist

*) Krause, Zeitschr. f. rat. Med., N. F., Bd. 7. Tomsa, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 46. Ludwig, öster med. Jahrbücher, 1863.

**) Weiss, Archiv f. path. Anatomie u. Physiologie, Bd. 22.

einfach aus dem Grunde nothwendig, weil wir beim erwachsenen Menschen keine andere Entstehungsweise der Blutkörperchen kennen. Im nächsten Capitel werden wir ausserdem sehen, dass die andern Organe, die neben dem Chylus- und Lymphgefässsystem noch eine Beziehung zur Blutbildung haben, wie die Milz, ebenfalls durch die Bildung einer grossen Menge von Lymphkörperchen sich auszeichnen *).

III. Das Blut und die Blutbewegung.

§. 116. Uebersicht und Eintheilung.

Das Blut ist eine mit organisirten Elementen ausgestattete Flüssigkeit, welche den Centralheerd des gesammten Ernährungsprocesses bildet, indem sie die durch den Chylus aus der Nahrung und durch die Lymphe aus ihrem eigenen Ueberschuss zugeführten Stoffe sich aneignet, sodann die für die Ernährung der einzelnen Gewebe dienenden Stoffe während ihrer Bewegung durch die Körperorgane an die Gewebe abgibt, ferner die aus der Zersetzung der Gewebe hervorgegangenen Stoffe in sich aufnimmt und diese endlich durch die verschiedenen Secrete nach aussen absondert. Wir haben daher in diesem Capitel zu handeln:

1) von dem Blute, seiner Beschaffenheit, Zusammensetzung und Menge,

2) von der Blutbewegung, und

3) von den Veränderungen des Blutes auf seiner Bahn in Folge der aus dem Blute geschehenden Ernährung der Gewebe.

1. Das Blut.

§. 117. Physikalische Eigenschaften des Blutes.

Das Blut des Menschen ist eine undurchsichtige, bald hell bald dunkel kirschroth, zuweilen auch in auffallendem Licht grünlich gefärbte Flüssigkeit von fadem Geschmack, eigenthümlichem Geruch und einem mittleren specifischen Gewicht von 1,06 (schwankend zwischen 1,045 und 1,075). Die Temperatur des Blutes wechselt in den verschiedenen Gefässprovinzen zwischen 34,02° C. und 41,3° C. Einige Zeit nach der Entfernung des Blutes aus den Gefässen des Lebenden zeigt dasselbe die Erscheinung der Gerinnung. Diese besteht gewöhnlich darin, dass sich das Blut in einen rothen Klumpen, den Blutkuchen, und in eine meist darüber schwimmende gelbliche Flüssigkeit, das Blutserum, schei-

*) Nasse, Art. Blut im Handwörterb. der Physiologie, Bd. 1. Kölliker, Zeitschr. f. rat. Medicin, Bd. 4, und mikroskop. Anatomie, Bd. 2, 2.

det. Zuweilen zeigt sich der Blutkuchen nicht durchweg roth, sondern in seiner obersten unmittelbar von dem Serum bedeckten Schichte von hellgelber Farbe. Man bezeichnet diese Schichte als die Speckhaut, auch Entzündungshaut (crusta inflammatoria), weil sie in dem Blute von Individuen, die an entzündlichen Krankheiten leiden, besonders häufig getroffen wird. Man beobachtet, dass die Speckhaut namentlich dann sich bildet, wenn eine ungewöhnlich lange Zeit bis zur Gerinnung verfliesst.

Die rothe Farbe des Blutes findet sich bei allen Wirbelthieren und bei vielen Wirbellosen, bei den meisten Wirbellosen aber, bei denen überhaupt eine Ernährungsflüssigkeit sich in gesonderten Kanälen bewegt, ist diese farblos. Von der verschiedenen Temperatur des Blutes sind grösstentheils die Verschiedenheiten in der Körperwärme der Thiere abhängig. Vergl. hierüber §. 62.

§. 118. Formbestandtheile des Blutes.

Die mikroskopische Analyse des Blutes zeigt, dass dasselbe nicht eine homogene Flüssigkeit ist, sondern dass es eine grosse Zahl kleiner Körperchen suspendirt enthält. Es sind dies die Blutkörperchen und die Lymphkörperchen, die man beide von einander auch als rothe und weisse Blutkörperchen unterscheidet.

Die rothen Blutkörperchen oder Blutzellen (Fig. 33) sind kreisförmige, biconcave Scheiben mit abgerundeten, etwas aufgewulsteten Rändern. Ihr Breitedurchmesser beträgt im Mittel $^{1}/_{340}'''$ (schwankend zwischen $^{1}/_{250}$ und $^{1}/_{500}'''$), ihr Dickedurchmesser im Mittel $^{1}/_{1600}'''$ (schwankend zwischen $^{1}/_{5000}$ und $^{1}/_{100000}'''$).



Fig. 33.

Ein einzelnes Blutkörperchen erscheint bei durchfallendem Lichte entweder gelb oder grünlich, mehrere zusammen liegend erscheinen röthlich gefärbt. Die ganze Masse des Blutkörperchens ist meistens vollkommen homogen, es ist an demselben weder eine Membran noch ein Kern optisch zu unterscheiden. In Wasser quellen die Blutkörperchen bedeutend auf und nehmen dadurch eine sphärische Form an. Bei längerer Einwirkung des Wassers wird aus denselben der rothe Farbstoff nebst einem in Wasser löslichen Eiweisskörper ausgezogen, während ein in Wasser unlöslicher Eiweisskörper zurückbleibt, der die Form der Blutkörperchen beibehält. Aehnlich dem Wasser, nur weit schneller wirken Aether und Chloroform, die verdünnten Lösungen schwacher Säuren, wie der Essigsäure, Oxalsäure, sowie die Entgasung des Blutes, namentlich die Austreibung des in demselben enthaltenen Sauerstoffgases. Vollständig, ohne zurückbleibenden Rückstand, aufgelöst werden dagegen die Blutkörperchen durch die Alkalien und durch die meisten concentrirten Säuren (eine Ausnahme bilden die Salpetersäure, Chromsäure, Gerbsäure, welche durch Gerinnung der Eiweisskörper ein Schrumpfen der Blutkörperchen bewirken). Ebenso bringt Gefrierenlassen des

Blutes oder Durchleiten starker elektrischer Schläge die Blutkörperchen vollständig zur Auflösung. Rein endosmotisch wirken die neutralen Alkalisalze und der Zucker auf die Blutkörperchen ein. In concentrirter Lösung machen sie dieselben schrumpfen, indem sie ihnen Wasser entziehen, in Lösungen, die der Concentration des Blutserums gleichkommen, lassen sie deren Form vollkommen ungeändert, und in noch verdünnteren Lösungen wirken sie ähnlich dem reinen Wasser.

Obgleich sonach weder durch die optische Zergliederung noch durch die Behandlung mit Reagentien an dem Blutkörperchen die wesentlichen Bestandtheile der Zelle sich nachweisen lassen, so muss dasselbe dennoch seiner Entwicklungsweise nach als eine Zelle betrachtet werden, da den Blutkörperchen der Embryonen in einer früheren Entwicklungszeit die wesentlichen Bestandtheile der Zelle zukommen, und ohne Zweifel jedes einzelne Blutkörperchen im Anfang seiner individuellen Entwicklung (als Chylus- oder Lymphkörperchen) eine eigentliche Zelle gewesen ist. Ueberdies persistirt ein wesentlicher Zellenbestandtheil, der Kern, bei vielen Thieren während des ganzen Lebens in dem fertigen Blutkörperchen.

In dem Verhalten der Blutkörperchen gegen Reagentien, namentlich in ihrem endosmotischen Verhalten gegen Wasser und Salzlösungen, sehen Viele einen Beweis für die Existenz einer Membran. So soll das Wasser den gesammten Inhalt des Blutkörperchens extrahiren und die leere Hülle zurücklassen. Aber es lässt sich durchaus nicht beweisen, dass die nach der Wassereinwirkung zurückbleibenden blassen Blutscheiben, die oft nur durch Färbung mit Jodlösung deutlich sichtbar werden, wirklich bloss Membranen sind. Es lässt sich eine solche blasse Scheibe ebenso gut als das Gerüste eines unlöslichen Eiweisskörpers betrachten, in welchen ein löslicher Eiweisskörper sammt dem Blutfarbstoff imbibirt ist. Für diese Annahme spricht besonders auch das Verhalten der Blutkörperchen gegen mechanische Einwirkungen. Rollett vermischte Blut mit einer allmälig erstarrenden Leimlösung. Trotz der beträchtlichen Formänderungen, welche hierbei die Blutkörperchen durch den Druck der erstarrenden und Risse bildenden Gallerte erfuhren, konnte niemals ein Zerplatzen einer Membran beobachtet werden. Jedes Blutkörperchen verhält sich solchen Einwirkungen gegenüber wie eine weiche, elastische Masse von durchaus gleichmässigem Aggregatzustand *). Zu den lösend auf die Blutkörperchen wirkenden Stoffen gehört, wie zuerst von Dusch und später auch Kühne gefunden hat, das gallensaure Natron, und zwar löst dasselbe die gesammten Blutkörperchen **). Alle diejenigen Stoffe, welche Eiweisskörper gerinnen machen, bewirken auch eine Gerinnung der Blutkörperchen, also ausser den oben genannten Säuren die Salze der schweren Metalle, Alkokol, Kreosot u. s. w. Das durch diese gerinnungserregenden Stoffe bewirkte Zusammenschrumpfen der Blutkörperchen ist sehr beträchtlich, zugleich mit körnigen Niederschlägen innerhalb der Blutkörperchen verbunden und unterscheidet sich dadurch von dem bloss endosmotisch (z. B. durch Salzlösungen, auch durch Eintrocknen) bewirkten Schrumpfen.

*) Rollett, Wiener Sitzungsber., Bd. 46.

**) von Dusch, Beitrag zur Pathologie des Icterus, Leipzig 1854. Kühne, Archiv für patholog. Anatomie, Bd. 14.

Die Veränderungen, welche die Blutkörperchen durch das Entgasen des Blutes, durch niedere Temperatur und durch elektrische Schläge erfahren, hat Rollett beschrieben. Niedere Temperatur und elektrische Schläge bewirken bei genügend langer Einwirkung eine vollständige Auflösung der Blutkörperchen. Das Blut geht in Folge dessen in eine dunkel lackfarbene und durchsichtige Flüssigkeit über, worin der Beweis liegt, dass die Undurchsichtigkeit des Blutes nur in den darin suspendirten Körperchen seinen Grund hat. Unter diesen Veränderungen sind diejenigen, welche durch elektrische Ströme bewirkt werden, von besonderem Interesse. Sendet man nämlich Entladungsschläge durch eine Blutschichte, so hellt dieselbe allmälig und in einer Weise sich auf, wie es der Vertheilung des elektrischen Stroms entspricht. Die Gasbefreiung des Blutes bewirkt dagegen nicht eine vollständige Auflösung der Körperchen sondern eine Scheidung derselben in eine gefärbte Lösung und in einen festen farblosen Rückstand. Das Blut wird braunroth oder selbst schwarz und bleibt undurchsichtig. Preyer hat neuerdings wahrscheinlich gemacht, dass es vorzugsweise die Sauerstoffberaubung der Blutkörperchen ist, welche diese Zersetzung derselben bedingt. Der schon öfter und namentlich auch von Harless behauptete gestaltverändernde Einfluss der Respirationsgase, wornach die Blutkörperchen durch Kohlensäure sich aufblähen, durch Sauerstoff einschrumpfen sollen, ist bezweifelt, aber bis jetzt weder sicher bestätigt noch widerlegt worden *).

Die ersten Blutkörperchen der Embryonen sind bei allen Thieren kernhaltige, farblose Zellen mit feinkörnigem Inhalt, die mit den übrigen Bildungszellen vollkommen identisch sind, und sich vielfach noch durch Theilung vermehren. Allmälig platten diese Zellen sich ab, der Kern verkleinert sich, bekommt eine Neigung zu zerfallen und verschwindet endlich, während gleichzeitig die centrale Excavation sowie die gelbliche Färbung eintritt und damit das Blutkörperchen fertig ist. Aber nicht bloss beim Embryo, sondern auch beim erwachsenen Menschen hat ohne Zweifel jedes Blutkörperchen in seiner frühern Entwicklung die sämmtlichen Bestandtheile einer Zelle. Denn, wie wir in §. 115 gesehen haben, gehen die Chylus- und Lymphzellen direct in Blutkörperchen über. Die Chylus- und Lymphzellen aber stimmen namentlich im Anfang ihres Bestehens vollkommen mit den ersten Bildungszellen aller Elementartheile, auch der Blutkörperchen des Embryo, überein.

Bei allen übrigen Wirbelthieren mit Ausnahme der Säugethiere sowie bei den Wirbellosen bleibt der Kern der Blutkörperchen bestehen. Während die Blutkörperchen der meisten andern Säugethiere vollkommen denjenigen des Menschen gleichen und nur Grössenabweichungen zeigen, haben die übrigen Wirbelthiere fast ausnahmslos ellipsoidische Blutkörperchen mit entweder kugeligem oder gleichfalls ellipsoidischem Kern. Am kleinsten sind unter ihnen die Blutkörperchen der Vögel ($^1/_{250}$ — $^1/_{120}'''$), am grössten diejenigen der Amphibien ($^1/_{120}$ — $^1/_{10}'''$). Unter den Säugethieren zeigen nur die Blutzellen einiger Wiederkäuer (Kameel, Lama und Alpaka) die Form ovaler Scheiben. Die Blutkörperchen der Wirbellosen sind fast immer ungefärbt und gleichen vollkommen den Lymphkörperchen der Wirbelthiere.

---

*) Harless, über den Einfluss der Gase auf die Form der Blutkörperchen, Erlangen 1846. Rollett, Wiener Sitzungsber., Bd. 46 u. 47. Preyer, ebend. 1863.

Die Lymphkörperchen oder weissen Blutkörperchen stimmen in ihrer Form und Grösse vollkommen mit den zelligen Elementen des Chylus und der Lymphe überein. (§. 111, Fig. 32).

Die Flüssigkeit, in welcher die farbigen und die farblosen Blutkörperchen schwimmen, bezeichnet man als das Plasma des Blutes. Es ist dies eine wasserklare, durchsichtige Flüssigkeit, in welcher sich nur wenige Elementarkörnchen befinden, die gleich dem grössten Theil der farblosen Zellen aus dem Chylus und der Lymphe kommen und im Blute in weit geringerer Menge als in diesen Flüssigkeiten enthalten sind *).

§. 119. Chemische Bestandtheile des Blutes.

Das Blut enthält auf 100 Theile ungefähr 79 Theile Wasser und 21 Theile fester Bestandtheile. Unter den letzteren gehört eine beträchtliche Anzahl zur Gruppe der Eiweisskörper. Diese sind durch drei deutlich unterscheidbare Modificationen vertreten: durch das im Plasma gelöste Albumin, durch den ebenfalls im Plasma gelösten Faserstoff, und durch das Globulin, welches in fest-weicher, aber löslicher Form den Hauptbestandtheil des Inhalts der Blutzellen bildet; hierzu kommt in diesen noch ein ebenfalls fest-weicher, aber in Wasser unlöslicher Eiweisskörper. Innig mit dem Globulin verbunden ist das Hämatin, der eisenhaltige Farbstoff des Blutes. Neben den Eiweisskörpern sind Fette und Seifen, Verbindungen der Stearinsäure, Palmitinsäure und Oleïnsäure mit Glycerin und mit Alkalien, sowohl in dem Plasma als in den Blutkörperchen vertreten, in Spuren ausserdem das Cholestearin. Ein constanter, aber ebenfalls nur in geringer Menge vorkommender Bestandtheil ist der Traubenzucker. Milchsäure wird nur zuweilen gefunden, ebenso Buttersäure und andere flüchtige Fettsäuren. Von den stickstoffhaltigen Zersetzungsproducten des Thierleibes kommt regelmässig nur der Harnstoff, vielleicht auch das Kreatin und Kreatinin im Blute vor. Inconstante, zum Theil pathologische Bestandtheile sind dagegen Leucin, Tyrosin, Harnsäure, Hippursäure, die Gallensäuren, Sarkosin, Glutin. Ebenso ist der Gallenfarbstoff nur im Blut Kranker gefunden worden. Ausser diesen wohl unterscheidbaren Bestandtheilen enthält das Blut sogenannte Extractivstoffe, d. h. in Wasser lösliche Substanzen, die bis jetzt noch nicht von einander getrennt und rein dargestellt werden konnten. Einen sehr wesentlichen Bestandtheil bilden endlich noch die im Blut enthaltenen unorganischen Stoffe, nämlich die Mineralbestandtheile, Kali, Natron, Kalk, Bittererde, Eisen, Mangan, Chlor,

*) Ueber die mikroskopischen Eigenschaften des Blutes, namentlich der Blutkörperchen, vergl. Nasse, Art. Blut im Handwörterb. der Physiologie, Kölliker, mikroskop. Anatomie, Bd. 2, 2, und Lehmann, physiolog. Chemie, Bd. 2.

Schwefelsäure, Kieselerde, und die Blutgase, Kohlensäure, Sauerstoff und Stickstoff.

Um von dem Mengenverhältniss, in welchem die wichtigsten dieser Bestandtheile im Blute vorkommen, eine Anschauung zu geben, theilen wir zunächst das Mittel aus mehreren Blutanalysen von Otto und Scherer mit:

Wasser	79,06	pCt.
Feste Stoffe	20,93	„
Fibrin	0,19	„
Albumin	6,81	„
Globulin und Hämatin . . . (trockne Blutkörperchen)	12,63	„
Lösliche Salze	0,82	„
Extractivstoffe	0,48	„

Dass das Albumin in wirklicher Lösung im Plasma vorkomme, ist neuerdings von Hoppe desshalb bezweifelt worden, weil das Albumin des Plasmas viel schwerer, als gewöhnliches gelöstes Albumin thierische Häute endosmotisch durchdringe; Hoppe vermuthet daher, es sei nur in feiner Vertheilung suspendirt. Schon Gmelin beobachtete, dass nicht alles Albumin des Serums sich vollkommen gleich in chemischer Beziehung verhält, indem ein Theil schon durch Neutralisation mit Essigsäure, ein anderer erst durch die Siedhitze gefällt wird. Panum und Moleschott bezeichnen den ersten Theil als Serumcaseïn, weil er in seinen Reactionen dem Caseïn gleiche. Nach Lehmann, Scherer u. A. erklärt sich aber jener Unterschied in der Fällbarkeit leicht, wenn man annimmt, dass ein Theil des Caseïn ärmer an Alkali und Salz sei und also auch, da das Albumin durch seinen Alkaligehalt in Lösung erhalten wird, schneller durch Ansäuerung coagulire*). Von dem Globulin und Hämatin, die hier zusammen bestimmt sind, kommt bei weitem die überwiegende Menge auf das Globulin, das Hämatin beträgt nur 0,07—0,10 pCt. Sehr gering ist auch der Gehalt an Fetten, im Mittel gleich 0,15—0,2 pCt. Der Gehalt an Zucker beträgt höchstens 0,15 pCt. Die übrigen organischen Stoffe, wie Harnstoff, Kreatin u. s. w., sind in so geringer Menge vorhanden, dass sie nicht quantitativ bestimmt werden können, sie sind daher im Allgemeinen unter der Kategorie der Extractivstoffe mit begriffen. Ebenso konnten die Bestandtheile der Lymphkörperchen und der unlösliche Eiweisskörper (der sogenannte Hüllenstoff) der Blutzellen bis jetzt noch nicht quantitativ bestimmt werden. Ueber die quantitative Zusammensetzung der Mineralbestandtheile des Blutes geben die zwei folgenden Analysen der Asche des Ochsenblutes Aufschluss. Hiernach sind enthalten

	in 100 Theilen Asche	
	nach Weber	nach Stölzel
Chlornatrium	46,66	51,19
Natron	31,90	12,41
Kali	7,00	7,62
Kalk	0,73	1,56
Bittererde	0,24	1,02
Eisenoxyd	7,03	10,58

*) Hoppe, Archiv f. path. Anat. Bd. 9. Panum, ebend. Bd. 3. Moleschott, Arch. f. phys. Heilk., Bd. 11.

	In 100 Theilen Asche	
	nach Weber	nach Stölzel
Phosphorsäure	4,17	5,66
Schwefelsäure	1,16	5,16
Kieselsäure	1,11	2.81
Kohlensäure	—	1,99 *).

Von den hier einzeln aufgeführten Bestandtheilen ist die Phosphorsäure mit Natron, Kali, Kalk und Bittererde, die Kohlensäure mit Natron, die Schwefelsäure wahrscheinlich mit Kali verbunden. Doch entsteht ein Theil der Schwefelsäure jedenfalls erst bei der Verbrennung, durch Oxydation des Schwefels der Albuminate, ebenso ein übrigens sehr kleiner Theil der Phosphorsäure. Combinirt man alle Säuren mit zugehörigen Basen, so bleibt immer noch freies Alkali, namentlich Natron übrig. Dieses ist aber im Blute jedenfalls nicht als solches enthalten, sondern hier mit Albuminaten zu salzartigen Verbindungen vereinigt.

Die Vergleichung verschiedener Analysen der Blutasche zeigt, dass der Gehalt des Blutes an den verschiedenen Mineralbestandtheilen nicht unbeträchtlichen Schwankungen unterworfen ist; namentlich wechselt die Menge des Chlornatriums. Diese Schwankungen sind offenbar von der Nahrung abhängig. Ebenso muss die ausnahmslos zu bestätigende Thatsache, dass das Blut der Herbivoren an Kohlensäure, das Blut der Carnivoren an Phosphorsäure reicher ist, während das Blut der von gemischter Nahrung lebenden Thiere in dieser Hinsicht zwischen beiden die Mitte hält, auf den Einfluss der Nahrung bezogen werden. Liebig hat daher den Satz aufgestellt, dass im Blute kohlensaure und phosphorsaure Alkalien sich gegenseitig vertreten können, und dass also die Menge des kohlensauren Alkalis beliebig abnehmen kann, wenn nur die Menge phosphorsauren Alkalis in äquivalentem Mass zunimmt, und umgekehrt. Beim Menschen muss ein solches Verhältniss immer bei dem Wechsel zwischen vegetabilischer und Fleischnahrung eintreten **).

Nach dieser allgemeinen Uebersicht der chemischen Blutbestandtheile widmen wir den wichtigsten derselben, dem Globulin und Hämatin, dem Faserstoff und den Blutgasen, eine speciellere Betrachtung.

§. 120. Das Globulin und Hämatin.

Globulin und Hämatin sind in den Blutzellen innig mit einander gemengt und können nebst den löslichen Salzen, die ihnen anhaften, leicht durch Wasser aus den Blutzellen ausgezogen werden. In diesen Lös-

---

*) Die Analyse von Weber ist nach der Rose'schen Methode, die Analyse von Stölzel ist nach der Strecker'schen Methode ausgeführt. Da bei der ersteren Methode die organische Substanz nicht vollständig verbrannt, sondern nur verkohlt wird, um zu verhüten, dass die erst aus der Verbrennung der organischen Stoffe entstehende Kohlensäure und Schwefelsäure sich mit dem in der Asche enthaltenen Alkali zu kohlensauren und schwefelsauren Salzen verbinden, so erklärt sich, dass bei Weber der Kohlensäuregehalt null und der Schwefelsäuregehalt sehr gering ist.

**) Liebig, chemische Briefe, 4te Aufl. Bd. 2.

ungen lassen sich das Globulin und Hämatin schwer von einander trennen, und sie besitzen die Neigung gemengt mit einander aus ihrer wässerigen Lösung zu krystallisiren, namentlich unter dem Einfluss gewisser physikalischer oder chemischer Einwirkungen, wie des Lichtes, einer erniedrigten Temperatur, der abwechselnden Zuführung von Kohlensäure- und Sauerstoffgas u. s. w. Der eigentlich krystallisirende Bestandtheil des Gemenges ist hierbei das Globulin, wie Lehmann dadurch erwiesen hat, dass er die Blutkrystalle vollständig von dem anhaftenden Farbstoff befreite. Aber es scheint, dass das Gemengtsein mit dem Hämatin die Neigung jenes Eiweisskörpers zur Krystallisation beträchtlich erhöht. Das Hämatin übt diese Wirkung wahrscheinlich dadurch aus, dass es selbst eine krystallisationsfähige Substanz ist. Das krystallisirte Hämatin und das Hämin sind solche Krystallisationsproducte des von Globulin befreiten Blutfarbstoffs, aber freilich sind dieselben nicht als vollkommen unzersetztes Hämatin zu betrachten. Ebenso ist das gleichfalls in Krystallen vorkommende Hämatoidin, welches häufig innerhalb des Körpers in stagnirendem Blute sich bildet, ohne Zweifel ein Umwandlungsproduct des Blutfarbstoffs.

Die ersten Beobachtungen über das krystallisirte Globulin rühren von Reichert und Kölliker her. Der Erstere sah beim Meerschweinchen farblose Krystalle, die er als aus einem Eiweisskörper bestehend erkannte; der Letztere sah zuerst im Milzblut von Fischen gefärbte Blutkrystalle. Später beobachtete dann Funke im Milzblut verschiedener Thiere Krystallbildung, es gelang ihm einige Bedingungen der leichteren Krystallisation aufzufinden und dadurch aus verschiedenen Blutsorten Krystalle zu gewinnen. Alle bisher beobachteten Krystallisationen waren aber noch mikroskopisch. Erst Lehmann gelang es grössere, mit blossem Auge sichtbare Krystalle darzustellen und, nachdem zuvor schon von Teichmann dahin zielende Beobachtungen mitgetheilt worden waren, nachzuweisen, dass die Krystallsubstanz sich vollkommen von dem rothen Farbstoff befreien lasse. Die Analyse, die er mit der farblosen Krystallsubstanz anstellte, ergab eine dem Albumin entsprechende Zusammensetzung. Er fand nämlich in 100 Theilen 53,4 — 54,1 C, 7,0 — 7,3 H, 15,5 — 16,2 N, 1,2 S. (Vgl. damit die Zusammensetzung der Eiweisskörper §. 10, S 25.) Ehe dieser Nachweis geliefert war, hielten Viele die krystallisirende Mischung des Hämatin mit dem Globulin für eine chemische Verbindung und bezeichneten desshalb dieselbe als Hämatoglobulin oder auch als Hämatokrystallin *).

Die aus den Blutkörperchen dargestellte Krystallsubstanz zeigt jedoch sowohl nach der Blutart als nach der Methode der Darstellung vielfache Unterschiede in Bezug auf Krystallform und Löslichkeit. Sie kommt in Tetraëdern, Prismen, hexagonalen Tafeln und Rhomboëdern vor. In Wasser sind die Krystalle immer, aber mit sehr verschiedener Leichtigkeit löslich, in Aether und Alkohol sind sie unlöslich, in Essigsäure und Kalilauge lösen sie sich mit bräunlicher Farbe.

---

*) Reichert, Müllers Archiv 1849. Kölliker, Zeitschr. für wissensch. Zoologie, Bd. 1 Funke, Zeitschr. f. rat. Med., n. F. Bd. 1 u 2, Kunde ebend. Bd. 2, Lehmann, physiologische Chemie Bd. 1.

Das krystallisirte Hämatin wurde von Lehmann dargestellt, indem er frisches Blut mit oxalsäurehaltigem Alkohol und Aether schüttelte. Die auf diese Weise gewonnene Substanz ist aber wahrscheinlich ebenso wenig unverändertes Hämatin als das nach den verschiedenen andern Methoden gewonnene sogenannte Hämatin der Chemiker.

Das Nämliche gilt von dem von Teichmann dargestellten Hämin. Es wird in Form dunkelrother rhombischer Tafeln durch Behandeln des Blutes mit concentrirter Essigsäure erhalten. Nach Brücke bildet die Darstellung dieser Krystalle das sicherste Mittel, um rothe Flecken als Blutflecken zu erkennen *).

Das von Virchow beschriebene Hämatoïdin bildet hellrothe Krystalltafeln, die in Wasser, Alkohol, Essigsäure unlöslich sind, aber in Alkalien sich lösen. In seiner Zusammensetzung unterscheidet es sich von dem Hämatin hauptsächlich dadurch, dass es kein Eisen enthält. Es bildet sich vorzüglich leicht in solchem Blut, welches in die Gewebe ausgetreten ist **).

§. 121. Der Faserstoff.

Der Faserstoff befindet sich gelöst in dem Blutplasma, besitzt aber eine grosse Neigung in seine unlösliche Modification überzugehen. Dieser Uebergang tritt regelmässig in dem aus der Ader entfernten Blute ein und verursacht die Gerinnung desselben. Der Fasertoff ist nur in dieser in Wasser unlöslichen Modification bekannt, in der er übrigens leichter als die übrigen Albuminate in Essigsäure und Alkalien gelöst werden kann, und ausserdem vor jenen durch seine Löslichkeit in Salpeterwasser sich auszeichnet. In diesen Lösungen verhält er sich vollständig wie das gelöste Albumin: er wird durch Kochen, sowie durch verdünnte Essigsäure und durch Salpetersäure niedergeschlagen. Ebenso geht bei längerer Berührung mit Wasser ein Theil des geronnenen Faserstoffs in das Wasser über und verhält sich in dieser Auflösung durchaus dem Albumin gleich. Der einmal geronnene Faserstoff kann demnach nicht mehr in seine lösliche Modification zurückverwandelt werden.

Die Ursache der Faserstoffgerinnung liegt erstens in dem Aufhören der Berührung zwischen der lebenden Gefässwand und dem Blute, und zweitens in dem Vorkommen eines noch nicht näher bekannten Stoffes in dem Blute, namentlich in den Blutkörperchen, welcher die Tendenz besitzt, den im Plasma gelösten Faserstoff in seine unlösliche Modification überzuführen. Im Allgemeinen tritt nur, wenn beide Momente zusammenwirken, die Faserstoffgerinnung ein. Da die Wirkung, durch welche der Uebergang des Faserstoffs in seine unlösliche Modification verhindert wird, nur der lebenden Gefässwand zukommt, so gerinnt einige Zeit nach dem Tode (bei warmblütigen Thieren früher als bei Kaltblütern) das Blut auch innerhalb der Gefässe. Während die Einwirkung der Gefässwand den Faserstoff flüssig erhält, beschleu-

*) Teichmann, Zeitschr. f. rat. Med., n. F. Bd. 3.

**) Virchow, Würzburger Verhandlungen, Bd. 1.

nigt umgekehrt die Berührung mit andern Körpern seine Gerinnung. Ebenso tritt diese schneller ein in Folge einer etwas über die Blutwärme erhöhten Temperatur, starker Bewegung des Blutes, Luft- oder Sauerstoffzutritts, sowie in Folge der Beimischung einer grösseren Menge bereits defibrinirten Blutes oder auch blossen Blutserums. Verzögert wird dagegen die Gerinnung durch niedere Temperatur, Sättigung des Blutes mit Kohlensäure und Entfernung des Sauerstoffs, schwaches Ansäuern mit Essigsäure, Zusatz gewisser Salze (wie schwefelsaures Natron, salpetersaures Kali, Chlornatrium, Chlorkalium, kohlensaure Alkalien), ebenso bewirkt ein grosser Salzgehalt oder eine ungewöhnlich alkalische Beschaffenheit des Plasmas langsamer eintretende Gerinnung. Gänzlich aufgehoben wird die Gerinnbarkeit durch Erwärmen bis auf 60° C., durch Zusatz von Alkalien und durch Neutralisation des zuvor angesäuerten Blutes mit Ammoniak; das auf diese Weise gelöst bleibende Fibrin verhält sich vollkommen wie das gelöste Albumin.

Die Thatsache, dass in dem in den lebenden Gefässen enthaltenen Blute die Gefässwand die Gerinnung verhindert, die schon von A. Cooper vermuthet worden war, hat Brücke durch eine Reihe von Versuchen bewiesen. Er setzte Blut bei einer Temperatur von nahezu 0° (durch welche die Gerinnung verzögert wurde) 15 Minuten lang der atmosphärischen Luft aus, füllte es dann in das Herz oder Gefäss eines eben getödteten Thieres zurück und hing dieses in einem mit Wasserdampf gesättigten Raum auf. Das Blut blieb auf diese Weise bei warmblütigen Thieren mehrere Stunden, bei Kaltblütern mehrere Tage lang flüssig. Wurde während dieser Zeit ein Tropfen Blut aus dem Gefäss entfernt, so gerann er sogleich. Wurde Quecksilber, Luft oder ein anderer fremder Körper in das Gefäss gebracht, so gerann das Blut nur in der Umgebung dieses Körpers. Auch das Aderlassblut gerinnt immer von der Wand des Aderlassbeckens aus. Dass nur die innere Gefässhaut jene gerinnungshemmende Wirkung ausübt, beweist der Umstand, dass im lebenden Körper das Blut in unterbundenen Gefässen von der Ligaturstelle an, wo die innere Gefässhaut zerrissen ist, gerinnt. Dieselbe Wirkung wie die Innenwand der Blutgefässe übt auch die Innenwand der Chylus- und Lymphgefässe und nach Lister jede seröse Haut aus; ebenso hemmt die Berührung mit einer schon ausgeschiedenen Fibrinschichte die weitere Gerinnung. Lister bewies letzteres, indem er das Blut unmittelbar aus der Vene in Glasgefässe eintreten liess; wurde hierbei jede Erschütterung der Flüssigkeit vermieden, so schlug sich an der Wand des Glasgefässes eine Fibrinhaut nieder, im Innern des Gefässes aber blieb das Blut ungeronnen *).

Gleichzeitig mit Brücke hat Richardson eine vollkommen abweichende Hypothese über die Ursache der Faserstoffgerinnung aufgestellt. Er beobachtete, dass das normale Blut Ammoniak enthält, welches bei Berührung mit Luft aus demselben entweicht. Hieraus und aus der Thatsache, dass die Alkalien die Gerinnbarkeit des Faserstoffs aufheben, glaubte er mit Wahrscheinlichkeit folgern zu dürfen, dass die Gerinnung durch das Entweichen des Ammoniaks aus dem Blute

*) Brücke, Archiv f. path. Anatomie, Bd. 12. Lister, proceedings of the royal society, 1863.

bedingt sei. Gegen diese Hypothese spricht schon, dass das Ammoniak, selbst nach Richardson, in so geringen Spuren im Blute vorkommt, wie sie schwerlich zur Verhinderung der Gerinnung hinreichen dürften. Direct wurde aber die Hypothese Richardson's durch Versuche von Lister widerlegt, welche die Schlussfolgerungen Brücke's bestätigen. Lister legte eine Vene bloss und liess sie mehrere Stunden mit Luft in Berührung: das Blut in der Vene färbte sich durch Sauerstoffaufnahme hellroth, gerann aber nicht. Er benetzte eine Vene, in welcher er den Blutstrom unterbrochen hatte, mit Ammoniakflüssigkeit: die Gerinnung trat dennoch ein. In der Leiche erhält sich nach seiner Beobachtung das Blut in den kleineren Gefässen länger flüssig als in den grösseren, was sich nur auf den Einfluss der Gefässwandung beziehen lässt. Ein weiterer Beweisgrund gegen die Hypothese Richardson's ist in den von Thiry über den Zustand des im Blute enthaltenen Ammoniaks angestellten Beobachtungen gelegen. Thiry fand nämlich, dass das Ammoniak des Blutes erst bei einer Temperatur von etwa 50° C. sich verflüchtigt und dann mittelst empfindlicher Reagentien (z. B. mit Hämatoxylinpapier) in der Luft nachgewiesen werden kann. Daraus geht hervor, dass das Ammoniak weder im freien Zustand, noch in leicht sich verflüchtigenden Salzen (z. B. als kohlensaures oder essigsaures Ammoniak) im Blut enthalten sein kann. Dagegen verhält sich dem Blut in dieser Beziehung ähnlich eine Lösung von milchsaurem Ammoniak, und Thiry vermuthet daher, dass dieses Ammoniaksalz im Blute vorkomme *).

Nach den bisher angeführten Thatsachen, welche blos den Nachweis liefern, dass die Gefässwand die Gerinnung verhindert, bleibt zur Erklärung der Ursache der Gerinnung eine doppelte Annahme möglich: entweder wird der Faserstoff direct durch die Einwirkung der Gefässwand gelöst gehalten, oder es befindet sich in dem Blut ein anderer Stoff, der gerinnungserregend auf den Faserstoff einwirkt, und dessen Wirkung durch die Gefässwand irgendwie neutralisirt wird. Diese Alternative war namentlich desshalb schwer zu entscheiden, weil uns der Faserstoff in seinem ursprünglich im Blute gelösten Zustand gänzlich unbekannt ist. Virchow, der zuerst auf die grossen Unterschiede in der Gerinnungsfähigkeit des Faserstoffs aufmerksam machte, war geneigt anzunehmen, dass die fibrinogene Substanz, wie er sie nannte, selbst von wechselnder Beschaffenheit sei. Indessen machen schon die Beobachtungen über den Einfluss der Alkalien, der Gase, der Salze des Plasmas, verschiedener Bleimengungen auf die Gerinnung nicht unwahrscheinlich, dass jene Unterschiede mindestens zum Theil in dem Gehalt des Blutes an solchen Stoffen, welche die Gerinnung hemmen oder befördern, begründet sind. A. Schmidt hat endlich den bestimmten Nachweis geliefert, dass im Blute, und zwar in den Blutkörperchen, eine gerinnungserregende (fibrinoplastische) Substanz vorkommt. Zusatz defibrinirten Blutes zum Plasma beschleunigt, wie Schmidt beobachtete, die Ausscheidung des Faserstoffs, ja sie erzeugt sogar in serösen Transsudaten, aus denen sonst gar kein Faserstoff sich ausscheidet, eine Gerinnung. Welchem Bestandtheil der Blutkörperchen diese Wirkung zukomme, ist noch unentschieden, doch glaubt Schmidt, dass dieselbe nicht von dem Sauerstoff herrühre, da Zusatz von sauerstoffhaltigem Wasser die Gerinnung nicht beschleunige. Indessen erwies sich auch der

*) Richardson, journal de physiologie, Bd. I. Lister, Archiv f. wissenschaftl. Heilk. Bd. 4. Thiry, Zeitschr. f. rat. Med., 3. R. Bd. 17.

Zusatz von blutkörperchenfreiem Serum gerinnungserregend, wenngleich nicht in so hohem Grade als das defibrinirte Blut. Es scheint hiernach, dass die den Faserstoff ausscheidende Substanz zum Theil auch in dem Plasma vorkommt Gegen die Vermuthung, dass die Wirkung der Blutkörperchen eine mechanische sei, ähnlich z. B. derjenigen von Quecksilbertropfen, spricht die Thatsache, dass das Blut bei längerem Stehen an der Luft jene Wirkung einbüsst. Schmidt suchte zu beweisen, dass das Globulin die das Fibrin zur Gerinnung bringende Substanz sei. Fällte er aus einer Lösung von Hämatin und Globulin letzteres durch Kohlensäure aus, so erwies sich der Niederschlag als gerinnungserregend. Das Globulin soll in das Plasma diffundiren und so auch diesem die gerinnungserregende Eigenschaft mittheilen, ja Schmidt vermuthet, dass nur solches diffundirte Globulin die Gerinnung zu erzeugen pflege. Wurde aus Pferdeblutplasma zuerst die fibrinoplastische Substanz durch Kohlensäure und dann die zu Fibrin werdende (fibrinogene) Substanz durch eine Mischung von Alkohol und Aether niedergeschlagen, so konnten beide Niederschläge wieder gelöst werden; es zeigte sich nun, dass diese Lösungen, nur wenn die Flüssigkeit alkalisch war, mit einander eine Gerinnung gaben. Ausserdem waren die Eigenschaften beider Lösungen die nämlichen. Schmidt vermuthet daher, dass die fibrinoplastische eigentlich mit der fibrinogenen Substanz identisch sei oder wenigstens beim Austritt aus den Blutkörperchen in das Plasma sehr schnell in die fibrinogene Modification übergehe. Nach allen diesen Thatsachen liegt die Vermuthung nahe, dass der Faserstoff nicht als ein besonderer Eiweisskörper im Blute vorgebildet sei, sondern dass er aus einem andern der hier enthaltenen Albuminate entstehe. Nach Brücke ist es das Alkalialbuminat des Serums, welches durch eine schwache Säure zersetzt und dadurch niedergeschlagen wird. Er führt dafür an, dass erstens der durch chemische Mittel (Ansäuern mit Essigsäure und nachheriges Neutralisiren mit Ammoniak) am Gerinnen verhinderte Faserstoff ganz die Eigenschaften des gelösten Albumins besitze, so dass ein auf diese Weise behandeltes Plasma ebenso viel durch Hitze coagulables Albumin enthält, als sonst in demselben Albumin + Faserstoff enthalten ist, und dass zweitens mit dem gerinnenden Faserstoff immer zugleich phosphorsaurer Kalk und phosphorsaure Bittererde niederfallen, und zwar ersterer wahrscheinlich als dreibasisches Salz ($3\ CaO.\ PO^5$). Dieses ist nun, da es sehr schwer löslich ist, jedenfalls nicht als solches in dem Blute enthalten, sondern es muss ein Theil des in ihm enthaltenen Kalks an eine andere Säure gebunden sein. Nimmt man nun an, dass diese Säure die nämliche sei, welche zugleich jenes im Blut gelöste Alkalialbuminat zersetzt, so ist damit ebenso die Gerinnung wie die gleichzeitige Ausscheidung des Kalksalzes erklärt. Nach A. Schmidt existiren zwei Muttersubstanzen des Faserstoffs im Blute, da der gerinnungserregende Stoff ebenfalls mit niederfällt, beide Substanzen aber sind Globulin oder Modificationen desselben. Natürlich bleibt, mag man die eine oder die andere dieser Hypothesen annehmen, noch manche Frage, namentlich diejenige nach der gerinnungsverhindernden Wirkung der Gefässwand, offen. Immerhin ist die Existenz eines im Blute präformirten Fibrins höchst zweifelhaft geworden. Die Unterschiede, welche die Analyse hinsichtlich der Zusammensetzung der verschiedenen Eiweisskörper ergeben hat, sind bei der geringen Zuverlässigkeit der analytischen Methoden hier ohne Bedeutung *).

*) Virchow, gesammelte Abhandlungen A. Schmidt, Archiv f. Anatomie u. Physiologie, 1861 u. 62. Brücke, a. a. O.

§. 122. Die Blutgase.

Einen wesentlichen Bestandtheil des Blutes bilden die Gase desselben. In 100 Raumtheilen Blut sind im Mittel 30 Raumtheile Kohlensäure, 15 Raumtheile Sauerstoff und 1—4 Raumtheile Stickstoff enthalten. Der Gesammtgehalt des Blutes an Gasen beträgt sonach im Mittel zwischen 45 und 50 Volumprocenten. Dabei ist übrigens der Sauerstoff- und Stickstoffgehalt des Blutes beträchtlicheren Schwankungen unterworfen als dessen Kohlensäuregehalt.

Von den genannten drei Gasen ist der Stickstoff wahrscheinlich nur mechanisch absorbirt. Dagegen sind der Sauerstoff und die Kohlensäure bei weitem zum grössten Theil mehr oder weniger innig chemisch gebunden, und nur ein sehr kleiner Theil dieser Gase ist ebenfalls absorbirt Dies geht daraus hervor, dass das Blut an eine kohlensäure- und sauerstofffreie Atmosphäre weit weniger Gas abgibt als eine Flüssigkeit, welche die Gase blos absorbirt enthält, und besonders daraus, dass das Blut Sauerstoff und Kohlensäure nicht dem Dalton'schen Absorptionsgesetze entsprechend aufnimmt, d. h. nicht in einem dem äusseren Druck proportional wachsenden Mengenverhältnisse, sondern dass es fast alles Gas schon bei sehr niederem Drucke aufnimmt, und dass bei weiterer Steigerung des Drucks die aufgenommenen Mengen nur sehr unbeträchtlich zunehmen. Das Mengenverhältniss des bloss mechanisch absorbirten zu dem chemisch gebundenen Gase lässt sich noch nicht bestimmt angeben. Die Ermittelung dieses Verhältnisses hat desshalb Schwierigkeit, weil ein sehr grosser Theil der chemisch gebundenen Gase doch in so loser chemischer Verbindung enthalten ist, dass derselbe durch blosse Verminderung des Drucks und Erhöhung der Temperatur aus dem Blute ausgetrieben werden kann. So ist namentlich von dem Sauerstoffgas, das man im luftverdünnten Raum aus dem Blute auskochen kann, jedenfalls bei weitem der grösste Theil chemisch gebunden, zugleich ist ein Theil des Sauerstoffs im ozonisirten Zustande im Blut enthalten. Von der Kohlensäure dagegen scheint der anfangs durch Auskochen erhaltene Theil bloss mechanisch absorbirt zu sein, während die durch länger fortgesetztes Kochen im luftleeren Raum erhaltenen Portionen gleichfalls chemisch gebunden sind. Wird aber das Auskochen auch noch so lange fortgesetzt, so bleibt doch immer noch ein Theil der Kohlensäure im Blute zurück, der nur auf chemischem Weg, durch Zusatz einer die Kohlensäure aus ihren Verbindungen austreibenden Säure, erhalten werden kann. Dieser letztere nicht mehr auf mechanischem Wege zu entfernende Kohlensäureantheil beträgt nach Setschenow ungefähr $^1/_{10}$ des gesammten Kohlensäuregehaltes.

Da nach Obigem das Blut die einzelnen Portionen der Kohlensäure mit sehr verschiedener Stärke festhält, so müssen auch die chemischen

Verbindungen, in welchen der grösste Theil derselben enthalten ist, eine sehr verschiedene Innigkeit besitzen. In fester chemischer Verbindung kann nur der durch mechanische Mittel nicht auszutreibende Bruchtheil vorhanden sein. Ohne Zweifel ist derselbe mit Natron zu einfach kohlensaurem Natron (Na O. CO^2) verbunden. Dieses Salz kann noch ein weiteres Atom Kohlensäure aufnehmen und dadurch doppelt kohlensaures Natron (Na O. 2 CO^2) bilden, dessen zweites Atom nun, obgleich chemisch gebunden, durch Kochen und Auspumpen frei gemacht werden kann. Da aber, wegen der geringen Menge der inniger gebundenen Kohlensäure, jedenfalls nur sehr wenig kohlensaures Natron im Blute enthalten ist, so kann auch in dieser Form, als zweites Atom des Natron-Bicarbonats, nur ein äusserst kleiner Theil der in loserer Verbindung vorhandenen Kohlensäure im Blute vorkommen. Unter den übrigen Salzen des Blutes hat nun, wie Fernet nachwies, das zweibasisch phosphorsaure Natron (HO,2 Na O. PO^5) gleichfalls die Eigenschaft Kohlensäure festzuhalten, und zwar in verdünnteren Lösungen in so beträchtlicher Menge, dass auf je 1 Atom Phosphorsäure dieses Salzes 2 Atome Kohlensäure kommen. Trotzdem ist es unwahrscheinlich, dass das phosphorsaure Natron die Hauptmenge der Kohlensäure bindet, und zwar desshalb, weil die in dem Serum enthaltene Kohlensäure in diesem weit inniger gebunden ist, als eine blosse Absorption durch phosphorsaure Natronlösung erwarten lässt. Während nämlich in dem Gesammtblut bloss $^1/_{10}$ der Kohlensäure nicht durch mechanische Mittel entfernt werden kann, ist in dem Serum allein nach Schöffer und Preyer fast die Hälfte erst durch Säure auszutreiben. Da nun im Serum beträchtlich mehr Kohlensäure enthalten ist als in den Blutzellen, so kann jene Thatsache nur dadurch erklärt werden, dass in dem Gesammtblut die Blutzellen auf die Kohlensäure des Serums eine Wirkung ausüben, durch welche dieselbe leichter entbunden wird. Welchem Stoff die Blutzellen diese Wirkung verdanken, ist noch unentschieden, wahrscheinlich ist derselbe eine schwache Säure in freiem oder lose gebundenem Zustand.

Hinsichtlich der Gesammtmenge der Blutgase stimmen die Resultate der verschiedenen Beobachter ziemlich überein; in den Angaben über die durch blosse Druckverminderung aus dem Blut zu erhaltenden Gasmengen weichen aber dieselben beträchtlich von einander ab. Magnus, der zuerst den Gehalt des Blutes an Sauerstoff, Stickstoff und Kohlensäure nachwies, bestimmte nur die auf mechanischem Weg zu erhaltende Gasmenge. Lothar Meyer, der zuerst den Zustand der Gase im Blute in Rücksicht zog, fand für den Sauerstoff, sowie für die durch Auspumpen und Auskochen zu erhaltende Kohlensäure weit geringere Werthe als die mit vervollkommneten Methoden arbeitenden späteren Beobachter Setschenow und Schöffer. Die folgende Tabelle über die in 100 Raumtheilen Blut gefundenen Gasmengen gibt hiervon eine Anschauung.

Art des Blutes	Gesammtmenge des Gases.	Sauerstoff.	Stickstoff.	Kohlensäure durch Auskochen.	Kohlensäure durch chemische Zersetzung.	Gesammte Menge der Kohlensäure.	Beobachter
Aus der Carotis des Hundes	49,49	12,43	2,83	5,62	28,61	34,23	L. Meyer
Defibrinirtes Kalbsblut	35,16	11,55	4,40	1,09	18,12	19,21	„
Aus der Carotis des Hundes	49,44	15,05	1,19	30,66	2,54	33,20	Setschenow
Menschenblut (venös)	48,20	16,41	1,20	28,27	2,32	30,59	„
Arterielles Blut vom Hunde	48,32	11,39	4,18	30,08	1,90	31,98	Schöffer
Venöses Blut vom Hunde	42,01	4,15	3,05	29,32	5,49	34,81	„

Dass von dem Sauerstoff jedenfalls eine relativ grössere Menge chemisch an das Blut gebunden ist, als von der Kohlensäure, bewies schon Magnus, indem er zeigte, dass die vom Blut aufzunehmende Sauerstoffmenge weit weniger mit steigendem Druck zunimmt, als die Kohlensäuremenge. Die Erzeugung von Ozon im Blute ist von Schönbein und His nachgewiesen und neuerdings von A. Schmidt bestätigt worden. Das gewöhnlich zur Ozonprüfung verwendete Jodkalium ist in diesem Fall nicht empfindlich genug. Dagegen wird Guajaktinctur bei Einhaltung der nöthigen Vorsichtsmassregeln durch Blut gebläut und Indigo im Verlauf mehrerer Tage entfärbt. Nach His und Schmidt ist das Hämatin die ozonerzeugende Substanz, und hat daher eine Hämatinlösung dieselben Eigenschaften wie das Blut. Das Hämatin hat ferner eine grosse Neigung Ozon von aussen aufzunehmen und wirkt zugleich als Ozonträger, indem es sehr geneigt ist von aussen aufgenommenes Ozon an andere Substanzen, die von selbst nicht ozonisirt werden, zu übertragen *).

Um zu entscheiden, wie viel von der gesammten Kohlensäuremenge, die das Blut enthält, chemisch gebunden, und wie viel blos mechanisch absorbirt sei, stellte L. Meyer Absorptionsversuche bei verschiedenem Drucke an. Aus diesen konnte, vorausgesetzt, dass die chemisch von dem Blut aufgenommene Kohlensäure unabhängig vom Druck ist, der Absorptionscoëfficient des Blutes für Kohlensäure bestimmt werden. Nun zeigen aber die späteren Versuche von Setschenow, dass jene Voraussetzung, die chemisch gebundene Kohlensäuremenge sei unabhängig vom Druck, unrichtig ist, da ja wenigstens die in loserer chemischer Verbindung enthaltene Kohlensäure durch länger fortgesetztes Auskochen im luftleeren Raum noch entfernt werden kann. Weil sowohl aus dem doppeltkohlensauren Natron das zweite Atom Kohlensäure als aus dem phosphorsauren Natron die gebundene Kohlensäure sich viel schwieriger mechanisch entfernen lässt, als die einfach absorbirte, so vermuthet Schöffer, dass die von L. Meyer durch Auskochen erhaltene Kohlensäuremenge wirklich im Blute bloss mechanisch absorbirt gewesen sei, während Setschenow und Schöffer selbst zugleich

*) His, Archiv f. path. Anatomie, Bd. 10. A. Schmidt, über Ozon im Blute, Dorpat 1862.

die sämmtliche in loserer chemischer Verbindung enthaltene Kohlensäure mechanisch austrieben. Nach dieser nicht unwahrscheinlichen Annahme wären also von den 30 Volumina Kohlensäure, die in 100 Raumtheilen Blut enthalten sind, etwa 4 Volumina bloss absorbirt, 3 Volumina ungefähr wären in fester chemischer Verbindung (als $NaO. CO^2$) und die übrigen 23 Volumina wären in loser chemischer Verbindung vorhanden.

Was dieser Annahme eine gewisse Wahrscheinlichkeit gibt, ist die Verschiedenheit der von Meyer und von Setschenow zur Gewinnung der Blutgase eingeschlagenen Methoden. Meyer liess das Blut direct aus der Ader in das 10 bis 20fache Volum Wasser fliessen, brachte das Gefäss mit dieser Mischung mit einem luftleeren Raume in Verbindung und kochte nun so lange, als reiner Wasserdampf aus dem Blut emporstieg, das so erhaltene Gas betrachtete Meyer als freies Gas. Um nun auch das chemisch gebundene Gas zu erhalten, brachte er zu dem Blut einige Krystalle von Weinsäure, setzte dasselbe mit einem andern luftleeren Gefäss in Verbindung und kochte von Neuem. Nach Setschenow enthält jedoch das von Meyer unter dem ersten luftleeren Gefäss ausgekochte Blut immer noch sehr beträchtliche Mengen von Gas, die durch weiteres Auskochen im luftleeren Raum entfernt werden können. Darauf aber, dass diese weiteren Gasportionen schon viel inniger gebunden sind, deutet der Umstand hin, dass Meyer, nachdem er rasch das erste Gas aus dem Blut ausgetrieben hatte, bei drei Stunden lang weiter fortgesetztem Kochen nach seiner Methode ohne Zusatz von Weinsäure kein Gas mehr erhalten konnte, wesshalb er auch schloss, dass die Verbindung $NaO. 2\ CO^2$ nicht im Blut enthalten sein könne, da dieselbe bei lang fortgesetztem Kochen ihr zweites Atom CO^2 hergibt. Der von Setschenow nachgewiesene Umstand, dass allerdings durch fortgesetztes Kochen noch weitere Kohlensäure erhalten werden kann, vernichtet natürlich diese Schlussfolgerung. Setschenow selbst arbeitete mit einem von Ludwig construirten Apparat. In Fig. 34 ist derselbe in einer abgeänderten und vereinfachten

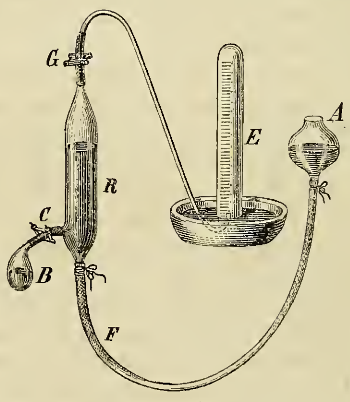


Fig. 34.

Form abgebildet, welche ihm neuerdings Helmholtz gegeben hat. Er besteht im Wesentlichen aus einem Glasrohr R, dessen untere und obere verjüngte Oeffnung mit Kautschukrohren verbunden sind. Das untere sehr lange Kautschukrohr F mündet in ein Quecksilbergefäss A, das obere sehr kurze ist durch eine Klemme verschliessbar und mit einer Glasröhre verbunden, die in eine Quecksilberwanne mit dem zur Analyse der Gase bestimmten Eudiometer E mündet. Nahe dem unteren Ende be-

findet sich ausserdem seitlich eine ebenfalls mit kurzem verschliessbarem Kautschukrohr versehene Oeffnung C; mit dem letzteren Kautschukrohr ist das Gefäss mit dem Blute B, dessen Gase analysirt werden sollen, verbunden. Vor Beginn des Versuchs wird der ganze Apparat mit Quecksilber gefüllt, das Blut in dem Gefäss B ist unmittelbar aus der Ader des lebenden Thiers unter Quecksilber aufgefangen. Hierauf wird das Gefäss A gesenkt, so dass das Quecksilber aus R abfliessen kann; steht das Niveau desselben unter der Oeffnung C, so wird die Klemme bei C geöffnet und das Blut in B auf 40—50⁰ C. erwärmt. Hat das Blut längere Zeit gekocht, so wird wieder C geschlossen, und A in die Höhe gehoben. Ist so durch das Steigen des Quecksilbers in R das Blut ungefähr auf den normalen Barometerdruck gekommen, so öffnet man die Klemme G und treibt durch weiteres Anfüllen von R sämmtliches Gas in das Eudiometer. Ist hierauf G geschlossen, so wird R nochmals vom Quecksilber entleert, das Blut nochmals gekocht, u. s. f. Auf diese Weise wird dieselbe Blutportion so oft nach einander im luftleeren Raum gekocht, bis gar kein Gas mehr erhalten wird. Die Analyse der Gase geschieht nach der Bunsen'schen Methode *).

Fernet stützte seine Hypothese, wornach die Hauptmenge der Kohlensäure im Blute an HO, 2 Na O. PO^5 gebunden sei, auf Absorptionsversuche, die er mit Lösungen dieses Salzes anstellte. Die von ihm gemachte Angabe, dass constant auf 1 Atom PO^5 2 Atome CO^2 gebunden würden, wurde wenigstens für verdünntere Lösungen von Heidenhain und Meyer bestätigt. Dagegen stellte Schöffer folgenden Versuch an. Er bestimmte die Gase einer Portion a des unter Quecksilber aufgefangenen Blutes unmittelbar, als Gesammtblut, eine Portion b liess er sich in Serum und Kuchen trennen und analysirte bloss das Serum, eine Portion c stellte er durch Vermischung gleicher Theile vom Gesammtblut und vom Serum her. a gab 0,81, b 16,65 und c 1,77 proc. gebundene (d. h. bloss durch Säure auszutreibende) CO^2. Da somit in c eine gebundene Kohlensäuremenge erhalten wurde, die weit unter der nach dem Mischungsverhältniss zu erwartenden blieb, so musste geschlossen werden, dass die Blutkörperchen die Kohlensäure austreiben. Geht diese Wirkung von einer in den Blutkörperchen enthaltenen freien Säure aus, so muss diese Säure jedenfalls eine schwache sein, da sie nur bei beträchtlicher Druckverminderung die Kohlensäure austreibt. Dass der ozonisirte Sauerstoff, der den Blutkörperchen zukommt (s. oben), jene Wirkung auf die Kohlensäure ausübe, ist desshalb nicht anzunehmen, weil nach Preyer auch noch in dem gänzlich seines Sauerstoffs beraubten Blute die Blutkörperchen die nämliche Wirkung besitzen **).

Die aufgeführten Blutbestandtheile sind theils in den Blutkörperchen, theils in dem Blutplasma enthalten. Die Zusammensetzung des Gesammtblutes hängt daher ab

1) von dem quantitativen Verhältniss der Blutkörperchen zu dem Plasma und

*) Magnus, Poggendorff's Annalen Bd. 44 und 66. L. Meyer, Zeischr. f. rat. Med., n. F. Bd. 8. Setschenow, Sitzungsber. der Wiener Akademie, Bd. 36, und Zeitschr. f. rat. Med., 3. R. Bd. 10. Schöffer, Sitzungsber. der Wiener Akademie, Bd. 41. Reyer, ebend.

**) Fernet, annales des sciences rat., A. VIII. Reyer, a. a. O.

2) von der qualitativen und quantitativen Zusammensetzung eines jeden dieser Hauptbestandtheile des Blutes.

§. 123. Quantitatives Verhältniss der Blutkörperchen zu dem Blutplasma.

Die Bestimmung des Gewichtsverhältnisses der Blutkörperchen zu dem Blutplasma hat ungewöhnlich grosse Schwierigkeiten, theils weil der aus dem Plasma sich ausscheidende und gerinnende Faserstoff sich mit den Blutkörperchen zu dem Blutkuchen vereinigt, theils weil auch die übrigen Plasmabestandtheile, das Serum, diesen Blutkuchen innig durchtränken. Meistens begnügte man sich daher mit der Bestimmung der festen Bestandtheile der Blutkörperchen und vernachlässigte deren Wassergehalt. (Becquerel und Rodier, Scherer). Erst C. Schmidt versuchte, aber nach allzu unsicheren Methoden, das Gewicht der feuchten Blutkörperchen in einer gegebenen Quantität Blut festzustellen. Eine einwurfsfreie Methode für diesen Zweck ist bloss von F. Hoppe angegeben worden. Sie besteht darin, dass man möglichst die Gerinnung des Faserstoffs verzögert, so dass vor Eintritt derselben die Blutkörperchen sich senken. Man schöpft dann von dem klaren Plasma ab und bestimmt den Faserstoffgehalt desselben; hierauf wird auch der Faserstoffgehalt des Blutkuchens bestimmt. Da aber der Faserstoff nur dem Plasma angehört und aus der getrennten Analyse des Plasmas die einer bestimmten Faserstoffmenge entsprechende Plasmamenge bekannt ist, so ergiebt sich hieraus unmittelbar der Plasmagehalt des Blutkuchens. Zieht man nun von dem Gewicht des Blutkuchens das Gewicht des in ihm enthaltenen Plasmas ab, so bleibt das Gewicht der Blutzellen übrig. Die einzige Schwierigkeit dieser Methode besteht darin, dass wir noch kein sicheres Mittel besitzen, um die Gerinnung des Faserstoffs hinreichend lange zu verzögern. Sie hat desshalb auch bis jetzt nur zur Analyse des langsamer gerinnenden Pferdebluts angewandt werden können. In 100 Gewichtstheilen Pferdeblut wurden nach dieser Methode im Mittel aus sechs Analysen gefunden: 35,4 Blutkörperchen und 64,6 Plasma *).

Hinsichtlich der gebräuchlichen Methoden der Blutanalyse müssen wir auf die Handbücher der Chemie verweisen. C. Schmidt befolgte im Ganzen die gewöhnlichen Methoden und bestimmte hiernach das Gewicht der trockenen Blutkörperchen; er suchte aber ausserdem ein constantes Verhältniss festzustellen, in welchem dieses zum Gewicht der feuchten Blutkörperchen stehe. Es geschah dies theils durch mikrometrische Messung der Volumabnahme des einzelnen Blutkörperchens beim Eintrocknen, theils durch Vergleichung der im Blutkuchen und im Serum enthaltenen Mineralstoffe, unter der Voraussetzung, dass einige derselben (insbesondere das Chlornatrium) nur dem Plasma, andere

*) Hoppe, Virchow's Archiv Bd. 12. Sacharjin, ebend. Bd. 18.

nur den Blutkörperchen zugehören. Die letztere Berechnung gründet sich genau auf das nämliche Princip wie die Hoppe'sche Methode der Blutanalyse, aber sie unterscheidet sich von dieser dadurch wesentlich zu ihrem Nachtheil, dass der Faserstoff mit Sicherheit als ein ausschliesslicher Bestandtheil des Plasmas betrachtet werden darf, während die nämliche Voraussetzung in Bezug auf das Chlornatrium vollkommen willkürlich ist, da sie sich allein auf die Thatsache stützt, dass man im Serum mehr Chlornatrium zu finden pflegt, als im Blutkuchen. Immerhin behauptete Schmidt, das Gewicht der feuchten Blutkörperchen werde annähernd richtig gefunden, wenn man das nach Becquerel und Rodier oder Scherer gefundene Gewicht der trockenen Blutkörperchen mit 4 multiplicire. Schmidt und Lehmann fanden auf diese Weise Zahlen die für die Blutkörperchen entschieden zu hohe Werthe ergaben, nämlich im menschlichen Blut 39—51 proc. (Schmidt), im Pferdeblut 33—75 proc. Blutkörperchen (Lehmann). Eine eigenthümliche Methode zur directen Bestimmung der feuchten Blutkörperchen hat J. Müller zuerst beim Froschblut eingeschlagen. Figuier und Dumas übertrugen dann dieselbe auch auf anderes Blut. Müller filtrirte nämlich das Blut, nachdem es zuvor durch Quirlen vom Faserstoff befreit und mit Zuckerwasser versetzt war. Figuier und Dumas wendeten zum selben Zweck einen Ueberschuss concentrirter Glaubersalzlösung an: die Blutkörperchen bleiben auf dem Filter zurück, und das reine Serum fliesst ab. Da aber dabei immer zugleich die Blutkörperchen verändert werden, namentlich in Bezug auf ihren Wassergehalt durch endosmotischen Austausch mit der Zucker- oder Salzlösung, so kann natürlich diese Methode auf Genauigkeit keinen Anspruch machen *).

Bei der Schwierigkeit der chemischen Trennung hat man versucht, physikalische Methoden zur Bestimmung der Blutkörperchenquantität einzuschlagen. Um den relativen Gehalt verschiedener Blutsorten an Blutkörperchen festzustellen, befolgte Vierordt zuerst die später von Welker vervollkommnete Methode der Zählung der in einem genau abgemessenen Blutvolum enthaltenen Blutkörperchen. Es ergab sich, dass 1 Cubikmillimeter Venenblut beim Manne im Mittel 5,000,000, beim Weibe 4,500,000 Blutkörperchen führt. Um eine raschere Bestimmung des Blutkörperchengehalts im einzelnen Fall möglich zu machen, führte dann Welker die Methode der Blutfarbenschätzung ein. Bei ihr wird ein bestimmtes Blut, dessen Blutkörperchen gezählt sind, zum Vergleichungsmassstabe genommen, indem man eine bestimmte Quantität desselben mit einem gemessenen Volum einer farblosen Flüssigkeit verdünnt und dann von derselben Flüssigkeit zu einer gleich grossen Quantität der zu untersuchenden Blutprobe so lang hinzusetzt, bis sie die Farbe der ersten Mischung angenommen hat; es stehen dann die Mengen der Blutkörperchen im selben Verhältniss wie die Mengen der zugesetzten Flüssigkeiten.

Die Zählungsmethode von Vierordt und Welker besteht darin, dass ein

---

*) C. Schmidt, Charakteristik der Cholera. Mitau 1850. Lehmann, physiologische Chemie, Bd. 2. v. Gorup-Besanez, physiolog. Chemie.

genau gemessenes kleines Blutvolum mit einer ebenfalls genau gemessenen Menge einer die Blutkörperchen nicht verändernden Flüssigkeit (Gummilösung) vermengt, dann von dieser Mischung in einer Capillarröhre eine kleine Quantität abgemessen und auf dem Objectglas des Mikroskops zur Zählung ausgebreitet wird. Die Farbenschätzungsmethode bestimmt streng genommen nur den relativen Gehalt an Blutfarbstoff. Aber die Annahme ist nicht unwahrscheinlich, dass im Blute eines und desselben Thieres der Gehalt an Blutfarbstoff in einem constanten Verhältniss zu dem Gehalt an Blutkörperchen stehe. Neuerdings hat Welker für die Richtigkeit dieser Annahme sogar directe Beweisgründe beigebracht, indem er fand, dass gleiche Volumina Blutkörperchensubstanz bei sehr verschiedenen Thieren nahezu die gleiche Färbekraft besitzen. Ein merklicher Unterschied findet sich nur zwischen den sehr kleinen Blutkörperchen der Säugethiere und Vögel und den beträchtlich grossen der niederen Wirbelthiere, indem jene immer ein bedeutenderes Färbungsvermögen als diese letzteren besitzen. Zur raschen Ausführung seiner Methode verfertigte Welker eine Blutfleckenscala, indem er Blut, dessen Blutkörperchengehalt durch Zählung ermittelt war, mit verschiedenen, immer genau gemessenen Mengen Wassers verdünnte und gleich grosse Proben davon auf gleich grosse Papierflächen auftrug. Mit diesen Proben wird dann ein von dem zu bestimmenden Blut, das man ebenfalls zuvor mit einem gemessenen Volum Wasser (2 Theile auf 1 Theil Blut) verdünnt hat, in gleicher Weise herzustellender Flecken verglichen *).

Welker hat, nachdem schon früher Vierordt und Harting ähnliche Versuche gemacht hatten, die Zählungsmethode noch zur Bestimmung des absoluten Volums oder Gewichts der Blutkörperchen angewendet. Er ermittelte zunächst durch Zählung die Blutkörperchenzahl und suchte dann durch sorgfältige Messungen das Volumen eines Blutkörperchens zu bestimmen. Das Volum des einzelnen Blutkörperchens mit der Blutkörperchenzahl multiplicirt gibt natürlich das Gesammtvolum der Blutkörperchen, und dieses wieder mit dem specifischen Gewicht multiplicirt gibt deren Gesammtgewicht. W. berechnete das Volum des einzelnen Blutkörperchens als Cylinder und suchte dann den wegen der centralen Aushöhlung entstehenden Fehler mit Zuhülfenahme eines Blutkörperchenmodells von der 5000fachen Grösse auszugleichen, indem er das Gewicht des letztern zuerst als Cylinder und dann nach Herstellung einer derjenigen des Blutkörperchens entsprechenden centralen Depression bestimmte. Es ergab sich so das Volum eines Blutkörperchens = 0,0000000732 Cubik-Millim., die Oberfläche desselben = 0,0001294 □ Millim. Da 1 Cub.-Mm. Blut 5 Millionen Körperchen enthält, so kommt diesen zusammen ein Volum von 0,36 Cub.-Mm. zu. Das spec. Gewicht der Blutkörperchen ist nach Welker = 1,105, setzt man dasjenige des Gesammtblutes im Mittel = 1,055, so ergiebt sich, dass in 100 Gewichtstheilen Blut 33,9 Gewichtstheile Blutkörperchen enthalten sind, ein Resultat, was mit den Mittelzahlen von Hoppe und Sacharjin über den Blutkörperchengehalt des Pferdeblutes in der That sehr nahe übereinstimmt. Trotzdem muss diese Methode als eine unzuverlässige bezeichnet werden, da die bei der Volumbestimmung des einzelnen Blutkörperchens begangenen kleinen Fehler, die

*) Vierordt, Archiv für physiolog. Heilkunde, Bd. 11. Welker, Archiv des Ver: f. germ. Arb. Bd. 1 und Prager Vierteljahrsschrift Bd. 4.

nicht zu vermeiden sind, beim Schlussresultat enorm vervielfältigt zum Vorschein kommen *).

Um die Lymphkörperchen des Blutes quantitativ zu bestimmen, ist die Zählung die einzige Methode. Man ermittelt dabei gewöhnlich das Verhältniss der farblosen zu den farbigen Blutkörperchen. Auf ungefähr 300 rothe Blutkörperchen kommt gewöhnlich nur 1 Lymphkörperchen. Doch schwankt dieses Verhältniss beträchtlich nach der Individualität und nach vorangegangener Nahrungsaufnahme.

Moleschott gibt als Mittel aus vielen Bestimmungen das Verhältniss der farblosen zu den farbigen Körperchen des Blutes = 1 : 335, die Angaben anderer Beobachter schwanken zwischen 1 : 157 und 1 : 1761. Bei Knaben soll die relative Zahl der Lymphkörperchen am grössten sein und mit dem Alter allmälig abnehmen; bei Männern soll sie grösser sein als bei Frauen, doch steigt dieselbe zur Zeit der Schwangerschaft und Menstruation. Im nüchternen Zustand ist sie beträchtlich kleiner als nach geschehener Nahrungsaufnahme, namentlich nimmt sie nach eiweissreicher Nahrung zu. Dies ändert sich jedoch bei längerer Nahrungsentziehung. So fand Pury nach einer dreiwöchentlichen Hungerkur die relative Zahl der Lymphkörperchen vergrössert. Eine enorme Vermehrung der Lymphkörperchen beobachtet man, wie Virchow zuerst nachgewiesen hat, in einer nach diesem Symptom benannten Krankheit (Leukämie). Das Verhältniss der farblosen zu den farbigen Körperchen fand sich hier in extremen Fällen bis auf 1 : 3 gesteigert**).

§. 124. Vertheilung der chemischen Blutbestandtheile an die Zellen und das Plasma.

Die allgemeinen Unterschiede in der Zusammensetzung der Zellen und des Plasmas wurden schon in §. 55 und §. 119 angegeben. Die einzigen Bestandtheile, von denen sicher nachgewiesen ist, dass sie bloss den Blutkörperchen zukommen, sind hiernach das Globulin und das Hämatin, sowie der unlösliche Eiweisskörper, der nach Auflösung dieser Stoffe zurückbleibt; die einzigen Bestandtheile, die ausschliesslich im Plasma gefunden wurden, sind der Faserstoff und das gelöste Albumin, ebenso enthält das Plasma wahrscheinlich die sämmtlichen sogenannten Extractivstoffe, mit Einschluss des Zuckers, Harnstoffs, Kreatins u. s. w. Von allen übrigen Bestandtheilen lässt sich höchstens angeben, ob sie in den Zellen oder in dem Plasma in grösserer Menge enthalten sind. Fette führen vermuthlich beide, doch sind dieselben in zu geringer Menge

*) Welker, Zeitschr. f. rat. Med., 3. R., Bd. 20.

**) Moleschott, Wiener med. Wochenschr., 1854. Moleschott nnd Marfels, Untersuchungen zur Naturlehre d. Menschen, Bd. 1. Hirt, Müllers Archiv 1856. de Pury, Archiv für pathologische Anatomie, Bd. 8. Welker, a. a. O.

im Blut, um eine quantitative Bestimmung ihres Mengenverhältnisses zuzulassen. Rücksichtlich der Gase wurde schon in §. 122 erwähnt, dass das Plasma vorwiegend die Kohlensäure enthält, während an die Zellen der grösste Theil des Sauerstoffs gebunden ist; wahrscheinlich führen die Zellen den sämmtlichen chemisch gebundenen Sauerstoff, das Plasma vielleicht umgekehrt die sämmtliche chemisch gebundene Kohlensäure, während beide Gase einfach diffundirt in Zellen und Plasma vorkommen. Namentlich ist der ozonisirte Sauerstoff ausschliesslich in den Blutkörperchen enthalten, und wahrscheinlich ist in diesen das Hämatin die ozonerzeugende Substanz, denn eine Auflösung von Blutroth gibt die Reactionen des Ozon, während reines Serum sie nicht zeigt. Die Mineralbestandtheile sind auf Zellen und Plasma so vertheilt, dass in jenen die phosphorsauren Alkalien und Kalisalze, in diesem die Chlor- und schwefelsauren Alkalien, sowie die Natronsalze in grösserer Menge enthalten sind, die Angaben über die quantitative Vertheilung dieser Stoffe sind aber äusserst unsicher.

Wir theilen zunächst eine von Hoppe nach seiner Methode angestellte Analyse mit.

In 100 Theilen Blut sind enthalten:

32,62 Blutkörperchen		67,38 Plasma.	
In 100 Theilen Blutkörperchen:		In 100 Theilen Plasma.	
Wasser . . .	56,50	Wasser . . .	90,84
Feste Stoffe .	43,50	Feste Stoffe .	9,16
		Faserstoff . .	1,01
		Albumin . .	7,76
		Fette	0,12
		Extracte . .	0,40
		Lösliche Salze .	0,64
		Unlösl. Salze .	0,17

Mehr ins Einzelne gehen die nach seiner weniger sichern Methode angestellten Analysen von C. Schmidt. Er fand im Blute eines 30jährigen Weibes in 100 Theilen:

39,62 Blutkörperchen		60,37 Plasma	
Wasser . . .	27,52	Wasser . . .	55,19
Feste Stoffe .	12,36	Feste Stoffe .	5,17
Hämatin . .	0,69	Fibrin . .	0,19
Globulin . .	11,31	Albumin .	4,47
Salze . . .	0,35	Salze . .	0,50
Schwefelsaures Kali	0.006	Schwefelsaures Kali	0,013
Chlorkalium	0,135	Chlorkalium	0,027
Phosphorsaures Kali	0,083	Chlornatrium	0,341
Kali	0,034	Phosphorsaur. Natron	0,026
Natron	0,087	Natron	0,064
Phosphors. Kalkerde, „ Bittererde	0,008	Phosphors. Kalkerde, „ Bittererde	0,033

In dieser Analyse müssen namentlich die Angaben über die Vertheilung der

Mineralbestandtheile noch als höchst unsicher bezeichnet werden. Sacharjin hat, unter Zugrundelegung von Hoppe's Methode, nachgewiesen, dass im Pferdeblut der ganze Natrongehalt dem Plasma zugehört *).

Ueber die Vertheilung der Kohlensäure an Zellen und Plasma geben einige Versuche von Schöffer Aufschluss. Derselbe fand in einem ersten Versuch in 100 Volumina Blut 26,21, in 100 Volumina Serum 33,37 Theile CO^2. In einem zweiten Versuch ergab das Blut 26,59, das Serum 32,71 Volumprocente CO^2. Hieraus lässt sich berechnen, dass von den 26 Volumtheilen CO^2, die in 100 Volumtheilen Blut enthalten sind, nur ungefähr 6 auf die Zellen und 20 auf das Plasma kommen.

C. Schmidt hat aus seinen Vergleichsanalysen der Zellen und des Plasmas den Schluss gezogen, dass jene in ihrer Zusammensetzung den Geweben analog sind, während dieses den Excreten gleicht. Diese wichtige Bemerkung, die namentlich für die Vertheilung der Mineralbestandtheile gilt, würde noch eine weitere Stütze empfangen, wenn sich die in §. 122 geäusserte Vermuthung bestätigen sollte, dass die Zellen, dem alkalischen Plasma gegenüber, eine schwache Säure enthalten, da alle diejenigen Excrete, die sich mit Wahrscheinlichkeit als unmittelbare Transsudate aus dem Blutplasma betrachten lassen, eine alkalische Reaction zeigen, während der Saft solcher Gewebe, die, wie die Muskeln, einen bedeutenden Verbrauch der Blutzellenbestandtheile erfordern, wenigstens bei erhöhter Function leicht eine saure Reaction annimmt.

§. 125. Blutmenge.

Um die Menge des im ganzen Körper enthaltenen Blutes zu bestimmen, hat man verschiedene Methoden eingeschlagen. Ed. Weber und Lehmann bestimmten bei Hingerichteten zuerst die Menge des von selbst ausfliessenden Blutes und suchten dann durch Ausspritzen der Gefässe mit Wasser die Menge des im Körper zurückgebliebenen Blutes zu ermitteln. Sie fanden so die Blutmenge = $^1/_8$ des Körpergewichts. Valentin entzog einem Thiere Blut und bestimmte die Procentmenge der festen Bestandtheile. Hierauf injicirte er eine abgemessene Quantität Wasser in eine Vene, entzog nach einigen Minuten, in der Erwartung, dass eine gleichmässige Mischung eingetreten sei, wieder Blut, um nochmals die Procentmenge an festen Bestandtheilen zu bestimmen. Die Abnahme der letzteren verglichen mit der injicirten Wasserquantität ergab die Blutmenge des Thieres, die Valentin hiernach zu $^1/_5$ des Körpergewichts schätzte. Welker gründete seine Methode auf die Farbenschätzung. Er nimmt eine abgemessene Quantität von dem Blut, dessen Gesammtmenge zu bestimmen ist, und verdünnt sie mit Wasser. Hierauf stellt er durch Ausspritzen der Gefässe und Auspressen der zerhackten Gewebe eine Lösung des gesammten Körperbluts her, die er so lang mit Wasser verdünnt, bis ihre Farbe der ersten Blutprobe gleich-

---

*) C. Schmidt, Charakteristik der Cholera. Sacharjin, Virchow's Archiv Bd. 21.

kommt. Dann vergleicht er das Volum der Gesammtblutlösung mit dem Volum der Probelösung. Um so viel jene grösser als diese ist, um so viel grösser ist die gesammte Blutmenge als die für die Probelösung abgemessene Blutquantität. Welker und Bischoff fanden auf diesem Weg die Blutmenge des erwachsenen Menschen zu $^1/_{13}$ bis $^1/_{14}$ seines Körpergewichts.

Weber und Lehmann bestimmten das aus dem Körper der Enthaupteten ausfliessende Blut, indem sie die Verbrecher vor und nach der Enthauptung wägen liessen. Das in dem Körper zurückbleibende Blut ermittelten sie dann durch Ausspritzen der Gefässe mit Wasser, Bestimmung des festen Rückstandes und Vergleichung desselben mit der im Blut enthaltenen Procentmenge fester Bestandtheile. Da sich hierbei niemals alles Blut aus den Gefässen entfernen lässt, so wäre zu erwarten, dass die Blutmenge kleiner als nach der Welker'schen Methode gefunden würde. Die trotzdem erhaltene grössere Zahl erklärt sich vielleicht daraus, dass das Wasser anderseits einen Theil der Gewebsflüssigkeiten auswäscht. Die Methode Valentin's leidet an verschiedenen Uebelständen, durch die sie wahrscheinlich zu hohe Zahlen ergibt. Namentlich kommt dabei der rasche Wasseraustritt in die Gewebe und durch die Secretionsorgane, sowie die Unmöglichkeit, dass das Wasser gleichmässig mit dem Blute sich mischt, in Betracht. Die sichersten Resultate, obgleich ebenfalls wohl nur Annäherungswerthe, gibt ohne Zweifel die Methode Welker's. Die einzigen Fehler entstehen bei ihr noch dadurch, dass das Blut verschiedener Gefässe nicht gleiche Färbekraft besitzt, und dass Farbstoffe verschiedener Gewebe mit in die ausgepresste Flüssigkeit übergehen und dadurch die Blutmenge etwas zu hoch erscheinen lassen. Den ersten Fehler hat Heidenhain verringert, indem er die Blutprobe aus arteriellem und venösem Blut, die sich am meisten unterscheiden, da das venöse Blut weit grössere färbende Kraft besitzt als das arterielle, mischte. Die von Welker und Heidenhain nach dieser Methode bei verschiedenen Thieren ausgeführten Bestimmungen ergaben bei Mäusen $^1/_{12}$—$^1/_{13}$, Hunden $^1/_{13}$, Katzen $^1/_{15}$, Kaninchen $^1/_{18}$, bei Vögeln $^1/_{11}$—$^1/_{12}$, beim Frosch $^1/_{17}$, bei Knochenfischen $^1/_{63}$ des Körpergewichts. Beim neugeborenen Kinde ist die Blutmenge kleiner als beim Erwachsenen, und bei diesem nimmt sie im höheren Alter wieder ab. Bei männlichen Thieren scheint sie grösser zu sein als bei weiblichen*).

2. Die Blutbewegung.

§. 126. Allgemeine Uebersicht des Blutkreislaufs.

Das Blut ist im lebenden Körper in einer fortwährenden regelmässigen Bewegung innerhalb eines allseitig geschlossenen Kanalsystems be-

*) Lehmann, physiologische Chemie, Bd. 2. Valentin, Repertorium für Anatomie und Physiologie, Bd. 3. Welker, Prager Vierteljahrsschrift, Bd. 4. Bischoff, Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 7 u. 9. Heidenhain, disquisitiones criticae de sanguinis quantitate, Halis 1848. Welker, Zeitschr. f. rat. Med., 3. R., Bd. 4.

griffen. Den Mittelpunkt dieses Kanalsystems bildet ein muskulöses, contractiles Organ, das Herz. Aus dem Herzen entspringen Gefässe, in denen sich theils das Blut nach den Körperorganen hinbewegt, Arterien, theils sich aus den Körperorganen nach dem Herzen zurückbewegt, Venen. Innerhalb der Körperorgane sind die Arterien und Venen durch das System der Haargefässe oder Capillaren mit einander verbunden.

Durch den Kreislauf wird das Blut theils solchen Organen zugeführt, an die es seine ernährenden Bestandtheile abgiebt, theils solchen Organen, in denen es selbst seine ernährenden Bestandtheile mitgetheilt erhält. Unter den letzteren Organen sind die Lungen von so überwiegender Bedeutung, dass durch sie der ganze Kreislauf in zwei Abtheilungen geschieden wird, die im Herzen ihren Vereinigungspunkt haben: der Lungenkreislauf oder kleine Kreislauf führt das Blut aus dem rechten Herzen in die Lungen und aus den Lungen in das linke Herz zurück; der Körperkreislauf oder grosse Kreislauf führt das Blut aus dem linken Herzen nach dem ganzen übrigen Körper und aus diesem in das rechte Herz zurück. Das Herz ist somit eine doppelte Saug- und Druckpumpe. Die beiden Vorhöfe nehmen das Venenblut auf, der rechte das Blut der Körpervenen, der linke das Blut der Lungenvenen, und die beiden Kammern treiben das Arterienblut in die Organe, die rechte durch die Lungenarterie in die Lungen, die linke durch die Aorta in die übrigen Körpertheile. Das Körpervenenblut wird, indem es aus dem rechten Vorhof in die rechte Kammer einströmt, zu Lungenarterienblut, und das Lungenvenenblut wird, indem es aus dem linken Vorhof in die linke Kammer einströmt, zu Körperarterienblut.

Wenn wir von dem linken Herzen ausgehen, so gestaltet sich demnach der ganze Kreislauf folgendermassen (s. Fig. 35). Aus der linken Kammer (vl) wird das Blut in die grosse Körperschlagader oder Aorta (A) getrieben, diese versorgt als Aorta adscendens (Aa) die nach oben gelegenen, als Aorta descendens (Ad) die nach unten gelegenen Körpertheile. Nachdem das Blut das Capillarsystem des Körperkreislaufs (ck, ck) durchlaufen hat, sammelt es sich dann in die beiden Hohlvenen, vena cava superior und vena cava inferior (Cs, Ci) und gelangt durch diese in den rechten Vorhof (ar). Aus dem rechten Vorhof tritt es in die rechte Kammer (vr). Bei der Contraction der letzteren wird es in die Lungenarterie (Ap) getrieben, durchläuft den Capillarkreislauf der Lungen (cp) und geht dann in die vier Lungenvenen (Vp) über, die in den lin-

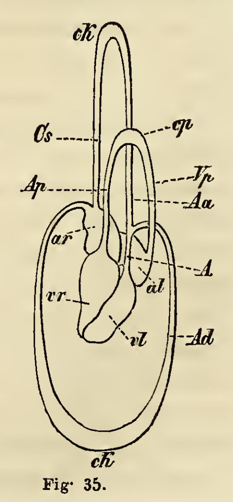


Fig. 35.

ken Vorhof (al) einmünden. Nachdem das Blut aus dem letztern wieder in den linken Ventrikel eingetreten ist, hat es einen einmaligen Kreislauf vollendet. Die Bahn des Blutes ist an den verschiedenen Stellen dieses Kreislaufs von ungleichem Durchmesser: sie ist am engsten in den Gefässen, die unmittelbar aus dem Herzen entspringen oder in dasselbe einmünden, sie erweitert sich allmälig (wie in dem obigen Schema angedeutet ist) gegen die Capillargefässe hin, und die beiden Capillarsysteme sind diejenigen Stellen der Blutbahn, welche weitaus den grössten Querschnitt besitzen.

A. Das Herz und seine Bewegungen.

§. 127. Bau und Lage des Herzens.

Das Herz ist ein Hohlmuskel, der auf seiner äussern Seite von einem serösen Sacke, dem Pericardium, umhüllt, und auf seiner Innenwand von einer elastischen Membran, dem Endocardium, ausgekleidet ist. Es ist etwas schräg in der linken Brusthöhle gelagert, indem die Herzspitze mehr nach links und vorn gerichtet ist, als die Herzbasis. Zu beiden Seiten wird das Herz vollständig, hinten und vorn theilweise von den Lungen umfasst. Die Herzbasis liegt in gleicher Höhe mit den Körpern des 6. bis 9. Rückenwirbels, die Herzspitze entspricht in ihrer Lage dem 6. Rippenknorpel der linken Seite. Das ganze Herz zerfällt durch eine muskulöse Scheidewand in die rechte und linke Herzhälfte, wovon die erstere als das venöse oder Lungenherz, die letztere als das arterielle oder Körperherz bezeichnet wird. Jede Herzhälfte zerfällt ausserdem durch in Klappen auslaufende Sehnenringe, welche von dem verdickten Endocardium gebildet werden, in zwei über einander gelegene Abtheilungen, den Vorhof und die Herzkammer. Ebenso bilden Vorsprünge des Endocardiums die häutigen Ventile, welche am Eintritt in die grossen Arterien liegen.

Das Muskelgewebe des Herzens besteht aus quergestreiften, ungewöhnlich dünnen Primitivbündeln, die zuweilen verzweigt sind und mit einander anastmosiren. Die Anordnung der Herzmuskulatur ist sehr verwickelt. Die Muskelfasern verlaufen theils kreisförmig, theils der Länge nach, theils mehr oder weniger schräge. Die meisten haben ihren sehnigen Ursprung an den Faserringen zwischen Kammern und Vorhöfen. Von diesen Faserringen aus steigen zunächst longitudinal verlaufende Bündel nach oben, welche die innerste Muskellage der Vorhöfe bilden, und von denen im rechten Vorhof einzelne stärker vorspringen (musculi pectinati). Die Längsmuskeln sind von einer dickeren circulären Muskelschichte überdeckt, deren innere Lage gleich der Längsmuskelschichte jedem Vorhof eigenthümlich ist, während die äussere Lage beide Vorhöfe

zusammen umschliesst. Die linke Herzkammer besitzt ähnlich den Vorhöfen eine innerste Längsschichte, die grösstentheils ebenfalls vom Faserring, zu einem kleinen Theil auch von der Aortamündung entspringt. Die Fasern verlaufen aber hier schiefer und bilden desshalb, indem sich ihre Schlingen an der Herzspitze kreuzen, den so genannten Herzwirbel. Von dem fibrösen Faserring der rechten Kammer nehmen ähnlich longitudinal verlaufende Fasern ihren Ursprung, sie gehen aber an der Herzspitze in die Wand der linken Kammer über und setzen, nachdem sie in dieser nach oben gelaufen sind, an dem linken Faserring sich an. Ueber den longitudinalen Muskelfasern der rechten und linken Kammer liegen andere, die mehr einen circulären Verlauf haben. Vom fibrösen Ring der linken Kammer entspringt eine doppelte Reihe solcher Fasern. Die eine umkreist die linke Kammerwand in Touren einer 8, die andere läuft in Form von Schleifen über die rechte Kammerwand, um wieder am linken Faserring zu enden. Aehnliche Schleifen, doch in viel geringerer Zahl nehmen auch vom Faserring der rechten Kammer ihren Ursprung und laufen, nachdem sie die linke Kammer umkreist haben, wieder zu demselben zurück. Hiernach entspringen sämmtliche Muskelfasern der Kammer an den fibrösen Ringen, und bei weitem die meisten endigen auch wieder an denselben. Nur einzelne Faserbündel, die in die Höhle der Kammer stark hervortreten, die sogenannten Papillarmuskeln, gehen in Sehnen über, welche sich an die zwischen Vorhof und Kammer befindlichen Klappen inseriren.

Die Klappen des Herzens sind durch Fasergewebe verstärkte Duplicaturen des Endocardiums. An der Einmündung der Vorhöfe in die Kammern liegen die zipfeligen Klappen, links die zweizipfelige (valvula bicuspidalis s. mitralis), rechts die dreizipfelige Klappe (v. tricuspidalis). An der Einmündung der Kammern in die grossen Arterien liegen die halbmondförmigen Klappen (valvulae semilunares). Die ersteren (vb und vt Fig. 36) sind Segelventile, die sich in die Höhle der Kammer öffnen können, während sie gegen die Vorhöfe durch die sich anheftenden Sehnen der Papillarmuskeln (p) geschlossen bleiben. Die letzteren (vs) sind Taschenventile, die sich, wenn der Blutstrom aus den Herzkammern in die grossen Gefässe (A, P Aorta und Pulmonalarterie) geht, an die Innenwand der letzteren anlegen, während sie, wenn der Strom in umgekehrter Richtung geht, mit Blut gefüllt werden und dadurch den Zugang zu den Herzkammern verschliessen.

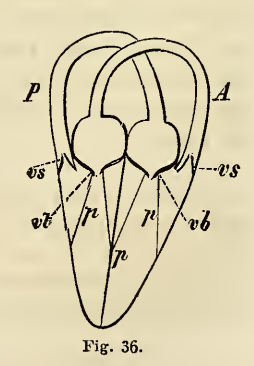


Fig. 36.

Die histologische Beschaffenheit des Pericardiums ist diejenige aller serösen Häute. Es besteht aus einem dickeren parietalen Blatt, das die Wände des vor-

dern Mittelfellraums überzieht, und aus einem dünneren visceralen Blatt, das innig auf dem Herzmuskel aufsitzt. Das Endocardium ist eine Fortsetzung der innersten Haut der Gefässe. Es besteht aus elastischen Fasern und ist auf ihrer Innenfläche von einem polygonalen Plattenepithelium bekleidet. Die Faserringe der Vorhofsöffnungen beider Kammern bestehen aus einem derben Sehnengewebe, das sich in die zipfeligen Klappen, zwischen die Duplicaturen des Endocardiums fortsetzt; eben solches Sehnengewebe bildet die halbmondförmigen Klappen. Die valvula bicuspidalis wird durch zwei dreieckige Zipfel gebildet, deren einer von dem fibrösen Ring des ostium atrio-ventricculare, der andere von der Wandung der Aorta ausgeht. Ihnen entsprechen zwei Papillarmuskeln in der linken Herzkammer. Die tricuspidalis besteht aus drei kleineren Zipfeln, die sämmtlich vom fibrösen Ring entspringen. Dem entsprechend finden sich in der rechten Herzkammer drei dünnere Papillarmuskeln. Uebrigens kommen an beiden Klappen oft noch kleinere Nebenzipfel vor, für die dann besondere kleinere Papillarmuskeln vorhanden sind. Die Semilunarklappen entspringen aus den Faserringen der ostia arteriosa. Jede besteht aus drei an einander grenzenden Taschen, deren Höhlen nach oben hin geöffnet sind. Die freien Ränder dieser Taschen sind in ihrer Mitte etwas verdickt (links die Arantischen, rechts die Morgagni'schen Knötchen). Die oben beschriebene Anordnung der Muskeln ist grossentheils erst von Ludwig genauer ermittelt worden*). Seine Nerven empfängt das Herz aus dem durch Fasern des Vagus und Sympathicus gebildeten plexus cardiacus. Zahlreiche Ganglien finden sich in der Nähe der Querfurche und in der Kammerscheidewand. Die meisten Nerven enden in den Muskeln, einzelne im Endocardium.

Die Form der vier Herzhöhlen ist eine ziemlich verschiedene. Die Höhlen der Vorkammern entsprechen, abgesehen von den durch die kammförmigen Muskeln gebildeten Vorsprüngen, der äusseren Gestalt dieser Herzabtheilungen. Die rechte Vorhofshöhle ist von annähernd cubischer Form, die linke Vorhofshöhle mehr nach der Breite ausgedehnt. Dagegen sind die Höhlungen der beiden Herzkammern sehr verschieden geformt. Der Querdurchschnitt der linken Kammer ist eine Ellipse, deren grösserer Durchmesser von rechts nach links geht, der Querdurchschnitt der rechten Ventrikelhöhle bildet einen Halbmond, dessen Enden nach vorn und hinten gerichtet sind. Den Rauminhalt der beiden Ventrikel schätzt man auf 180—200 Cub.-Cm. Doch scheint der Raum des rechten Ventrikels etwas grösser als derjenige des linken zu sein.

Das Gewicht des Herzens beträgt nach Gluge im Mittel bei gesunden Männern 288 Gram., den Längendurchmesser des ganzen Herzens fand Krause $5^1/_2$ Zoll, den grössten Breiledurchmesser (nahe unterhalb der Vorhöfe) 4 Zoll, den grössten Dickedurchmesser (an der nämlichen Stelle) $3^1/_4$ Zoll. Den Rauminhalt der Herzhöhlen bestimmten Krause und Valentin durch Einfüllung von

---

*) Ludwig, Zeitschr. f. rat. Med., Bd. 7, und Lehrbuch der Physiologie, Bd. 2.

Flüssigkeit. Weit grössere Zahlen erhielten Volkmann und Vierordt, welche die Ausflussmengen während einer Contraction berechneten und für einen Ventrikel allein gegen 200 Cub.-Cm. fanden *).

§. 128. Bewegungen des Herzens.

Der Herzmuskel ist während des Lebens stets in rhythmischen Contractionen begriffen. Diese Contractionen werden jedoch von den einzelnen Herzabtheilungen ungleichzeitig ausgeführt. Theils hierdurch theils durch die eigenthümliche Anordnung der Herzmuskulatur ist es bedingt, dass das Herz bei seinen Bewegungen eigenthümliche Form- und Lageänderungen erfährt.

Der Rhythmus der Herzbewegungen ist folgender. Zuerst contrahiren sich die beiden Vorhöfe. Gleich darauf contrahiren sich die beiden Kammern. Sobald die Kammercontraction beginnt, erschlaffen die Vorhöfe. Sind die Kammern wieder erschlafft, so bleiben auch die Vorhöfe noch kurze Zeit in Ruhe, bis derselbe Rhythmus wieder von neuem beginnt. Man bezeichnet jede Zusammenziehung einer Herzabtheilung als Systole, jede Erschlaffung als Diastole. Der Verlauf der Herzbewegungen lässt sich sonach in folgende drei Zeiträume trennen: 1) Systole der Vorhöfe, Diastole der Ventrikel, 2) Systole der Ventrikel, Diastole der Vorhöfe, 3) Diastole beider Herzabtheilungen. Im Anfang des zweiten Zeitraums findet sich eine sehr kurz dauernde gleichzeitige Systole aller Herzabtheilungen.

Die Systole der Kammern beträgt nach Volkmann die Hälfte, die Systole der Vorhöfe dagegen höchstens ein Dritttheil der Zeitdauer eines Herzschlags, wenn man unter der letzteren die Zeit vom Beginn einer Ventrikelcontraction bis zum Wiederbeginn derselben Contraction versteht. Der ganze Verlauf des Herzschlags lässt sich somit durch die nebenstehenden zwei Curven darstellen. Die Länge der Abscisse entspricht der Zeitdauer eines Herzschlags, die Curve Ab versinnlicht die Bewegung der Vorhöfe, die Curve Vc die Bewegung der Ventrikel. Die Systole ist durch ein Emporsteigen über die Abscissenlinie, die Diastole durch ein Zurücksinken auf dieselbe angedeutet.

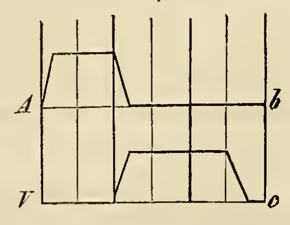


Fig. 37.

Die Formveränderungen des Herzens bei seinen Bewegungen bestehen in einem steten Wechsel zwischen der Form der Systole und der Form der Diastole. Während an dem diastolischen Herzen der Breitedurchmesser den Dickedurchmesser übertrifft, nimmt das systolische Herz annähernd die Form eines Kegels mit runder Basis an, indem der Breite-

*) Krause, Handbuch der menschlichen Anatomie, Bd. 1. Donders, Physiologie, Bd. 1.

durchmesser etwas kleiner und der Dickedurchmesser etwas grösser wird; zugleich entsteht eine unbeträchtliche Verkürzung in der Längsaxe.

Neben der Formveränderung erfährt das Herz beim Uebergang aus der Systole in die Diastole zugleich eine geringe Lageveränderung, indem es sich um seine Queraxe und um seine Längsaxe dreht. In Folge der Drehung um die Queraxe erhebt sich die Herzspitze nach vorn. In Folge der Drehung um die Längsaxe kommt die linke Kammer, die während der Diastole nach hinten gerichtet ist, nach vorn zu liegen.

Dass das Herz bei der Systole nicht bloss in seinem Längs- und Querdurchmesser sich verkürzt, sondern auch in seinem Dickedurchmesser sich vergrössert, wodurch es eben in einen Kegel mit kreisförmiger Basis übergeht, hat zuerst Ludwig durch Messungen festgestellt In dieser Formänderung hat nach Ludwig auch die systolische Erhebung der Herzspitze ihren Grund. Die Drehung um die Längsaxe, die Kürschner zuerst behauptet hat, wird von Manchen geleugnet *).

In Folge der Form und Lageänderungen des Herzens erfährt die Brustwandung der linken Seite, meistens zwischen der 5. und 6. Rippe, eine deutlich durch den Finger fühlbare, manchmal auch sichtbare Erschütterung, den Herzstoss. Der Herzstoss fällt mit der Systole des Herzens zusammen. Der Ort, wo er wahrgenommen wird, entspricht der Herzspitze oder einem nur wenig über derselben gelegenen Punkte. Hieraus ist zu folgern, dass der Herzstoss von der Drehung des Herzens um seine Queraxe, insbesondere von dem Anstossen der Herzspitze an den Zwischenrippenraum herrührt. Ausserdem aber kann durch die Zunahme des Dickedurchmessers von vorn nach hinten eine weiter nach oben sich verbreitende Erschütterung der Brustwandung entstehen.

Der Spitzenstoss des Herzens ist zuerst von Ludwig genügend erklärt worden. Nach ihm bildet bei der Diastole die Längsaxe des Herzens mit der Basis einen stumpfen Winkel nach hinten. Bei der Contraction kommt aber diese Axe senkrecht zu der nun kreisförmig gewordenen Basis zu stehen. In Folge dessen muss die Herzspitze den Zwischenrippenraum, an dem sie anliegt, nach vorn bewegen. Auf die Zunahme des Dickedurchmessers der Kammerbasis hat zuerst Arnold und nach ihm Kiwisch den Herzstoss zurückgeführt. Diese sind jedoch darin zu weit gegangen, dass sie den Spitzenstoss gänzlich leugneten. Der Spitzenstoss und die Aufwölbung der Kammerbasis sind beide als Theilerscheinungen des Herzstosses anzusehen **).

Das an die Brustwand angelegte Ohr vernimmt während eines jeden Herzrhythmus zwei Töne, die Herztöne. Davon fällt der erste Ton mit dem Herzstoss und der Systole der Kammern zusammen, er ist dumpf und dauert bis zum zweiten Tone an. Der zweite Ton ist heller

*) Kürschner, Art. Herz und Herzbewegung, im Handwörterb. der Physiologie, Bd. 2. Ludwig, a. a. O.

**) Arnold, Handbuch der Anatomie des Menschen, Bd. 2, 1.

und kürzer, er fällt mit dem Anfang der Diastole zusammen. Es folgt auf ihn eine Pause, die der übrigen Zeit der Diastole und der Systole der Ventrikel entspricht. Die Ursache des ersten Tones ist noch nicht sicher ermittelt. Wahrscheinlich ist derselbe grösstentheils ein in dem Herzmuskel in Folge seiner Zusammenziehung entstehendes Geräusch (ein Muskelgeräusch), zum Theil ist er vielleicht auch durch das Erzittern der zipfeligen Klappen bei ihrer Oeffnung bedingt. Die Ursache des zweiten Tons liegt in der Anfüllung der halbmondförmigen Klappen, wie sich daraus ergibt, dass Zerstörung dieser Klappen den Ton vernichtet.

Dass der erste Herzton nicht in dem Herzstoss, wie Magendie annahm, d. h. in dem Anschlagen des Herzens an die Brustwand, seinen Grund hat, folgt daraus, dass dieser Ton auch nach Zerstörung der Brustwandung noch gehört wird. Dass die zipfeligen Klappen zum Theil Ursachen dieses Tones sind wird nach Kiwisch wegen der beträchtlichen Veränderungen desselben bei pathologischen Veränderungen der Klappen wahrscheinlich. Doch könnten immerhin auch die in Folge der pathologischen Veränderungen der Klappen entstandenen Geräusche sich dem Muskelton beimengen. Dafür dass jedenfalls der erste Herzton hauptsächlich als Mukelgeräusch zu deuten sei, spricht das Vorkommen solcher Geräusche in allen mit einiger Kraft sich contrahirenden Muskeln. Diese letztere Deutung ist zuerst von Williams gegeben worden *).

§. 129. Blutbewegung im Herzen.

Ist das ganze Herz in Diastole begriffen, so ist dasselbe gleichmässig von Blut erfüllt. Mit dem Beginn der Vorhofssystole füllen sich dagegen die Kammern stärker an, indem das Blut durch die sich öffnenden zipfeligen Klappen aus den Vorhöfen in sie eindringt. Nur ein kleiner Theil des Blutes strömt zugleich aus den Vorhöfen in die Venen zurück, da die Zusammenziehung von den Venenmündungen ausgeht und gegen die Kammerbasis vorwärtsschreitet. Durch die nun beginnende Contraction der Ventrikel wird das Blut einem Druck ausgesetzt, durch welchen die Zipfel der Cuspidalklappen sich gegen einander pressen und dadurch die Klappen fest sich schliessen (an dem Umschlagen in die Vorhöfe hindern sie die Sehnen der Papillarmuskeln), während die Seminularklappen durch das andrängende Blut an die Arterienwandungen angepresst und dadurch die Mündungen der Arterien geöffnet werden. Ist alles Blut aus den Ventrikeln ausgetrieben, so schliessen sich die Seminularklappen, weil nun in den Ventrikeln der Blutdruck aufgehört hat, während das Blut in den Arterien selbst unter einem hohen Drucke steht. Ebenso beginnen sich die Cuspidalklappen zu öffnen, weil der Druck in den Vorhöfen, die sich unterdessen mit Blut gefüllt haben, grösser wird, und weil

*) Kiwisch, Würzburger Verhandlungen Bd. 1. Williams, transactions of the british scientifique association, vol. VI, 1837.

gleichzeitig der Zug der noch contrahirten Papillarmuskeln nicht mehr an dem im Ventrikel vorhandenen Blutdruck einen Widerstand findet. Beim Austritt des Blutes in die grossen Arterien werden nach Brücke in der Regel die Mündungen der das Herz mit Blut versorgenden Coronararterien durch das Anlegen der Seminularklappen an die Aortenwand verdeckt, so dass in diese Arterien bei der Systole kein Blut einströmen kann, während solches umgekehrt bei der Diastole eintreten muss. Diese Einrichtung ist wahrscheinlich für die Mechanik des Herzens von Bedeutung, da die Bluterfüllung desselben seiner Contraction einen Widerstand entgegensetzen würde. Geschieht dagegen die Bluterfüllung bei der Diastole, so verstärkt dieselbe nur die Anschwellung der Herzwandungen.

Dass das Zurückfliessen des Blutes in die Venen bei der Contraction der Vorhöfe nur sehr unbedeutend sein kann, geht hervor aus dem gänzlichen Fehlen von Pulsationen an den grossen Venenstämmen des Halses. Auch im Anfang der Kammersystole weicht wahrscheinlich das Blut, bis die Cuspidalklappen geschlossen sind, etwas in die Vorhöfe zurück. Doch schliessen sich, wie Valentin gezeigt hat, die Klappen schon bei einem äusserst geringen Druck, so dass E. H. Weber vermuthet, schon die blosse Elasticität der in grösster Ausdehnung begriffenen Kammerwand genüge zu diesem Schlusse; der Beginn der Systole würde dann die Klappen schon im geschlossenen Zustande antreffen.

Die von Brücke aufgestellte Hypothese des Verschlusses der Coronararterien durch die Semilunarklappen ist namentlich von Hyrtl angegriffen worden. Viele der von ihm beigebrachten Einwände sind durch Brücke widerlegt Namentlich hat derselbe angeführt, dass in der Leiche die Aorta häufig sich ausdehnt, wodurch die Klappenzipfel nicht mehr zur Deckung der Arterienöffnung hinreichen: man erkenne dagegen oft den Eindruck des Zipfelbandes und der Arantischen Knötchen oberhalb der Arterienöffnung. Nach Wittich lässt sich dasselbe auch experimentell beweisen: injicirt man stossweise von einer Lungenvene aus, so fliesst die Injectionsflüssigkeit wechselweise aus der Aorta und den Coronararterien *).

§. 130. Innervation des Herzens.

Das aus dem Körper ausgeschnittene Herz setzt seine Bewegungen fort. Die Zeit, in welcher dieselben erlöschen, hängt hauptsächlich von den äusseren Einwirkungen ab, von welchen das Herz betroffen wird. Begünstigend für die Bewegungen wirkt die Berührung mit Blut und der Aufenthalt in Sauerstoffgas oder atmosphärischer Luft. In andern Gasen sowie im luftleeren Raum hört das Herz früher zu schlagen auf. Inductionsschläge bewirken keine dauernde Zusammenziehung, sondern Beschleunigung der Pulsationen; ebenso bringt nach Eckhard ein constanter galvanischer Strom das zur Ruhe gekommene Herz wieder in Be-

*) Brücke, über den Verschluss der Kranzschlagadern durch die Aortenklappen, Wien 1855. Hyrtl, die Selbststeuerung des Herzens, Wien 1855. v. Wittich, allg. med. Centralzeitung, Jan. 1857.

wegung. Erwärmung des Froschherzens auf 28—36° C oder Abkühlung desselben auf 0° C. bewirkt nach Schelske zuerst Beschleunigung der Bewegungen, welcher aber bald gänzlicher Stillstand derselben nachfolgt. Das durch Temperaturreize zur Ruhe gekommene Herz verhält sich nun, elektrischen Reizen gegenüber wie ein anderer Muskel: ein Inductionsschlag bewirkt eine einmalige Zuckung, oft wiederholte Inductionsschläge bewirken dauernde Zusammenziehung (Tetanus)*).

Nach Exstirpation der Vorhofsganglien des Froschherzens (mittelst Unterbindung oder Durchschneidung des Venensacks) bleibt nach Stannius das Herz mehrere Minuten lang still stehen. Unterbindet man während dieses Stillstandes das Herz an der Grenze zwischen Vorhof und Kammern, oder schneidet man es an dieser Stelle durch, so beginnt die Kammer von neuem zu pulsiren, während der Vorhof ruht. Führt man die Durchschneidung unterhalb der Trennungsfurche aus, so bleibt dagegen die Kammer in Ruhe, und der Vorhof mit dem ihm anhängenden Kammerrest beginnt rhythmische Pulsationen. An den nach diesen Methoden zum Stillstand gebrachten Herztheilen kann durch einen Reiz eine einmalige Contraction bewirkt werden **).

Die beiden Nerven, von denen Zweige in das Herz sich begeben, der Vagus und der Sympathicus, haben auf die Bewegungen desselben einen entgegengesetzten Einfluss: der Vagus ist Hemmungsnerv, der Sympathicus Erregungsnerv für die Herzbewegungen. Schwache Reizung des Vagus bewirkt Verlangsamung des Herzschlags, indem sie die Pausen zwischen den einzelnen Herzbewegungen vergrössert. Stärkere Reizung des Vagus bewirkt Stillstand des Herzens in der Diastole. Umgekehrt erzeugt die Durchschneidung des Vagus erhöhte Häufigkeit der Herzbewegungen. Weniger sicher sind die Wirkungen, welche die Reizung oder Durchschneidung des Sympathicus hervorruft. Meistens erzeugt die Reizung dieses Nerven eine 3—4 Secunden nach ihrem Beginn sich einstellende Beschleunigung der Herzschläge, die aber nicht über ein bestimmtes Mass (beim Kaninchenherzen etwa 300 Schläge in der Minute) gesteigert werden kann, daher es kommt, dass die Wirkung der Sympathicusreizung um so geringer ausfällt, je grösser schon zuvor die Pulsfrequenz ist, und bei einer gewissen Grösse der letzteren ganz aufhört. Durchschneidung des Sympathicus bewirkt meistens eine dauernde Herabsetzung der Pulsfrequenz, zuweilen ist sie auch ohne Einfluss auf dieselbe. In einzelnen Ausnahmefällen kommt es jedoch vor, dass die Reizung des Sympathicus Verlangsamung und seine Durchschneidung Beschleunigung der Herzschläge bewirkt, also das gewöhnliche antagoni-

*) Schelske, über der Erregbarkeit der Nerven durch die Wärme, Heidelberg 1860.

**) Stannius, zwei Reihen physiologischer Versuche, Rostock 1851.

stische Verhalten des Vagus und Sympathicus einem gleichen Verhalten Platz macht. In diesen Fällen muss angenommen werden, dass ausnahmsweise solche Nervenfasern, die gewöhnlich im Vagus verlaufen, in den Stamm des Sympathicus verlegt sind.

Dass der nervus vagus bei seiner Erregung die Herzbewegungen verlangsamt oder gänzlich sistirt, wurde zuerst von den Brüdern E. H. und Ed. Weber nachgewiesen. Die Theorie der Hemmungsnerven, die sie hierauf gründeten, wurde dann von Volkmann weiter ausgebildet, welcher zuerst aussprach, dass die Hemmungsfunction der Nerven nicht in einer directen Einwirkung auf die Muskeln, sondern in einer auf andere Nervencentren geschehenden Einwirkung zu suchen sei; er wies hierbei als der Erste auf die von Remak in dem Herzen entdeckten Ganglien hin. Budge, der kurz nach den Brüdern Weber und unabhängig von ihnen den Herzstillstand beobachtete, stellte die Hypothese auf, der nervus vagus sei ein sehr leicht erschöpfbarer Nerv, der Herzstillstand in Folge der Vagusreizung geschehe also nur durch Uebermüdung. Diese Hypothese wurde bis in die neueste Zeit von Schiff und von Moleschott vertheidigt und von Beiden eine grosse Zahl von Versuchen zu ihrer Unterstützung ausgeführt, in denen sie häufig bei schwacher Vagusreizung nicht Verlangsammung, sondern Beschleunigung der Herzschläge beobachteten. Pflüger und v. Bezold haben jedoch diese Beobachtungen nicht bestätigen können.

Ueber den Einfluss des Halssympathicus auf das Herz existirten früher sehr widersprechende Angaben. Während nach Henle, Bernard u. A. Reizung des Sympathicus beschleunigend auf den Herzschlag wirken sollte, sah Ludwig gar keine Wirkung, R. Wagner aber Verminderung der Pulsfrequenz. Durch die Versuche von Bezolds, deren Resultate wir oben mitgetheilt haben, sind diese Widersprüche erklärt *).

Das Centralorgan für die Herzbewegungen liegt theils im Herzen selber (in den Ganglien desselben) theils im verlängerten Mark. Die von letzterem ausgehenden excitirenden Fasern laufen im Halssympathicus.

Nach von Bezold läuft ein anderer Theil dieser excitirenden Fasern im Rückenmark und tritt durch den Brust- und Lendengrenzstrang zum Herzen. Dies schliesst v. Bezold daraus, dass Reizung des verlängerten Marks oder Halsrückenmarks Beschleunigung der Herzbewegungen und Steigerung des Blutdrucks zur Folge hat; ebenso könne eine solche durch directe Reizung des Brust- oder Lendengrenzstrangs an jeder beliebigen Stelle erzeugt werden, während nach Durchschneidung des Halsmarks Frequenz und Energie der Herzbewegungen abnehmen.

Gegen diesen Schluss bemerkte Goltz, dass die Erscheinungen, auf die er sich stütze, auch unter Annahme der veränderten Innervation der Ge-

*) Ed. Weber, Art. Muskelbewegung, im Handwörterb. der Physiologie, Bd. 3, 1. Budge, Archiv f. physiol. Heilk., 1846. Volkmann, die Hämodynamik, Leipzig 1850. Schiff, Lehrbuch der Physiologie Bd. 1 und Moleschott's Untersuchungen Bd. 6. Moleschott, ebend. Bd. 7. Pflüger, Archiv f. Anatomie und Physiologie, 1859. von Bezold, die Innervation des Herzens, Leipzig 1863.

fässe sich erklären liessen. Goltz selbst machte jedoch die unrichtige Schlussfolgerung, dass bei Reizung des Rückenmarks in Folge der Gefässinnervation Blutfülle und Blutdruck in den Venen gesteigert, bei Durchschneidung desselben vermindert werden müssten. v. Bezold zeigte nun, dass der umgekehrte Erfolg eintritt. Dagegen bewiesen Ludwig und Thiry, dass allerdings die durch Reizung oder Durchschneidung des Halsmarks am Herzen erzeugten Erscheinungen vollständig mit denjenigen übereinstimmen, welche durch die hierbei zu erwartenden Veränderungen des Lumens der grossen Gefässe bewirkt werden. Sie zeigten nämlich, dass erstens vorübergehende Verengerung der aorta thoracica ebenso eine Vermehrung des Blutdrucks in der Carotis und eine Beschleunigung der Herzbewegungen zur Folge hat wie die Reizung des Halsmarks, und dass zweitens die kleinen Arterien, die aus der aorta thoracica entspringen, in der That bei jener Reizung eine beträchtliche Verengerung bis zum Verschwinden ihrer Lichtung erfahren. Endlich fanden Ludwig und Thiry, dass nach Zerstörung sämmtlicher Herznerven Reizung des Rückenmarks fortan dieselben Erscheinungen zur Folge habe. Durch den letzteren Versuch namentlich ist der Beweis geliefert, dass die Erscheinungen bei Reizung und Durchschneidung des Rückenmarks nicht durch directe Innervation des Herzens veranlasst sein können *).

Reizung des centralen Stumpfes vom nervus vagus bewirkt gewöhnlich Beschleunigung des Herzschlags. Man hat dies meistens so gedeutet, dass der Vagus zwar mit dem Centralorgan innerhalb des Herzens zu einem Hemmungsreflex, mit dem Centralorgan innerhalb des verl. Marks aber zu einem Erregungsreflex verbunden sei. Nach v. Bezold ist jedoch auch die letztere Verbindung als Hemmungsreflex zu betrachten. Denn nach Entfernung des grossen Gehirns beobachtete er auf Reizung des centralen Vagusstumpfes nicht mehr Beschleunigung, sondern Verlangsammung des Herzschlags. Er leitet daher die sonst eintretende Beschleunigung von einer psychischen Wirkung her, während nach Durchschneidung des Halsmarks Frequenz und Energie der Herzbewegungen abnehmen.

Beim lebenden Menschen ändert sich die Häufigkeit des Herzschlags unter verschiedenen physiologischen Verhältnissen. Sie ist abhängig von Alter, Geschlecht, Blutgehalt, Körpergrösse, von der Tageszeit, der Nahrungsaufnahme, von körperlicher Arbeit u. s. w. Alle diese Momente wirken ohne Zweifel, indem sie auf die Erregungszustände der Herznerven, bald der excitirenden (Herzganglien und Sympathicus) bald der hemmenden (Vagus), von Einfluss sind.

Nach Rameaux nimmt mit zunehmender Körperlänge die Pulsfrequenz ab. Der Puls der Frauen ist schneller als derjenige der Männer. Bis gegen das 20. Lebensjahr nimmt mit zunehmendem Alter der Puls ab: nach Volkmann sinkt er im Mittel von 134 (im 1. Lebensjahr) bis auf 70 (im 22. Lebensjahr), später nimmt er dann wieder etwas zu (79 im 80. Lebensjahr). Ein Aderlass

*) von Bezold, a. a. O. Goltz, Virchow's Archiv Bd. 28 und 29. v. Bezold, jenaische Zeitschrift f. Medicin, I. Ludwig, Sitzungsber. der Wiener Akademie, Febr. 1864.

steigert die Pulsfrequenz. Ebenso wirkt nach Lichtenfels und Fröhlich das Tragen von Gewichten und noch mehr Ermüdung in Folge von Muskelanstrengungen. Unter den Giften ist nach Traube das Digitalin von eigenthümlichem Einfluss auf den Herzschlag. In kleinen Dosen verlangsamt es nämlich, in grossen Dosen beschleunigt es denselben. Wahrscheinlich beruht dies auf einer Erregung der Ursprungsstellen des Vagus, die, wenn sie zu stark wird, den Nerven erschöpft *).

Ueber die Abhängigkeit der Pulsfrequenz von der Tageszeit und von der Nahrungsaufnahme haben Fröhlich und Lichtenfels Untersuchungen angestellt. Um die Abhängigkeit von der Tageszeit, unabhängig von der Nahrung, zu erhalten, bestimmten sie die stündliche Pulsfrequenz an Hungertagen. Dieselbe sank von Morgens (10 St. nach der letzten Nahrung) an bis gegen Mittag sehr rasch und erhob sich dann wieder langsamer und nur um wenig Schläge bis gegen Abend. Sehr bedeutend wird dieser Verlauf durch die Nahrungsaufnahme geändert. Unmittelbar nach dem Frühstück steigt die Pulsfrequenz sehr schnell auf ihr Tagesmaximum, dann sinkt sie langsam bis Mittag. Unmittelbar nach dem Mittagessen steigt sie wieder, aber langsamer und nicht so hoch als am Morgen. Hierauf fällt sie wieder bis zum Abendbrod, um nach diesem nochmals anzusteigen. Dieser Verlauf wird natürlich durch die Verlegung der Mahlzeiten abgeändert. Ebenso ist die Beschaffenheit der Nahrung auf die Raschheit und Grösse des Ansteigens von Einfluss **).

§. 131. Kraft und Arbeit des Herzens.

Das Herz übt bei jeder Zusammenziehung auf das in ihm enthaltene Blut eine bestimmte Kraft aus. Diese Kraft ist ein Druck, der theils als Druck der Flüssigkeitstheilchen gegen einander und gegen ihre Wandung bestehen bleibt, theils in Bewegung der Flüssigkeit übergeht. Da der Druck der Flüssigkeitstheilchen gegen einander und gegen die Wandung nach den hydrostatischen Gesetzen, die auch als gültig bei bewegten Flüssigkeiten angesehen werden können, in allen Richtungen gleich ist, so kann man jenen Theil der Herzkraft, der bloss als Druck zum Vorschein kommt, durch den Seitendruck messen, den das aus dem Herzen ausströmende Blut gegen seine Wandung ausübt. Jenen Theil der Herzkraft aber, der als Bewegung zum Vorschein kommt, kann man an der Geschwindigkeit messen, mit welcher das Blut aus dem Herzen ausströmt. Der Seitendruck in der Aorta hält nun im Mittel einer Quecksilbersäule von 110 Millim. das Gleichgewicht, die mittlere Geschwindigkeit in einer Carotis beträgt aber ungefähr 292 Millim. in 1 Sec. Diese Geschwindigkeit entspricht nun einer Druckhöhe von 0,44 Millim. Quecksilber. Die ganze Herzkraft kann also auf 110,44 Millim.

*) Volkmann, Hymodynamik. Traube, Annalen des Charitékrankenhauses, 1851 u. 52.

**) Fröhlich und Lichtenfels, Denkschriften der Wiener Akademie, Band 3.

Quecksilber geschätzt werden, und bei weitem der grösste Theil derselben bleibt als Druck- oder Spannkraft erhalten, während nur ein sehr kleiner Theil in Bewegung oder lebendige Kraft übergeht.

Um die Arbeit des Herzens zu bestimmen, müsste man nicht blos die Geschwindigkeit und den mittleren Druck des in der Aorta das Herz verlassenden Blutes, sondern auch die Geschwindigkeit und den mittleren Druck des in der gleichen Zeit in den Vorhof zurückströmenden Blutes kennen. Aus der sich hieraus ergebenden Abnahme der Kräfte könnte die zur Unterhaltung des Kreislaufs geleistete Arbeit des Herzens bestimmt werden. Es wäre nämlich diese Arbeit $= m\,[(H-H^1) + (h-h^1)]$ worin m die während der Zeiteinheit durch irgend einen Gesammtquerschnitt des Kreislaufs strömende Blutmenge, H den mittleren Druck im Anfang der Aorta, H^1 denselben im linken Vorhof, h den der mittleren Geschwindigkeit in der Aorta, h^1 den der Geschwindigkeit im linken Vorhof entsprechenden Druck bedeutet. Von den für eine solche Berechnung nothwendigen Elementen sind aber bis jetzt nur H und h, der mittlere Druck und die mittlere Geschwindigkeit in der Aorta, ungefähr bekannt. Nach einer annähernden Schätzung beträgt die tägliche Arbeit des Herzens etwa 60,000 Kilogrammmeter *).

B. Blutbewegung in den Gefässen.

§. 132. Bau und Eigenschaften der Gefässe.

Ueber die Structur der Gefässwandungen haben wir im §. 21 u. 22 bereits gehandelt. Hier haben wir den Bau und die Eigenschaften der Gefässe nur insofern in Betracht zu ziehen, als die Blutbewegung dadurch bestimmt wird.

Das ganze Gefässsystem stellt sich dar als ein System vielfach verzweigter, allseitig geschlossener elastischer Röhren. Indem die grossen Arterien sich verzweigen, wird der Gesammtdurchmesser der aus jedem Stamm hervorgehenden Zweige grösser als der Durchmesser dieses Stamms selber. So erfährt das Lumen des ganzen Gefässsystems gegen die Capillaren hin eine fortschreitende Erweiterung, und die weiteste Stelle bildet das Capillarsystem. Beim Uebergang in die Venen verengert sich wieder der Gesammtdurchmesser des Gefässsystems, doch ist der Querschnitt der in das Herz einmündenden grossen Venen noch immer grösser als der Querschnitt der aus demselben austretenden grossen Arterien. Dies gilt sowohl für das grosse wie für das kleine Kreislaufssystem, nur ist die Erweiterung des Strombettes, die das letztere in den Capillaren erfährt, weit unbeträchtlicher als die Strombetterweiterung des ersteren. Zugleich finden sich selbst zwischen den grösseren Venen weit mehr Anastomosen, und wird daher bei Verschluss eines

*) Volkmann, Hämodynamik, §. 92. Fick, medizinische Physik, §. 109. Ueber die Beziehung der Geschwindigkeit zu dem ihr entsprechenden Druck h vergl. unten §. 133 Anm.

Venenrohrs viel leichter die Herstellung eines collateralen Blutlaufs möglich.

Von den drei Gewebselementen, welche die Gefässhäute zusammensetzen, dem Bindegewebe, den Muskellagen und den elastischen Membranen, bildet nur das letztere die Membran der Haargefässe. An den Arterien und Venen betheiligen sich alle drei, aber in verschiedenem Maasse. In der Haut der Arterien sind die Muskellagen am mächtigsten, in der Haut der Venen sind verhältnissmässig die elastischen Elemente und das Bindegewebe im Uebergewicht. Ueberhaupt aber ist die Haut der Venen dünner und schlaffer als diejenige der Arterien.

Durch ihre elastischen Membranen und ihre Muskellagen empfangen die Gefässhäute eine sehr vollkommene Elasticität. Die elastischen Membranen sind weniger dehnbar als die Muskellagen. Der Elasticitätscoëfficient der Arterien ist daher wegen des grösseren Reichthums derselben an Muskeln kleiner als derjenige der Venen, und der Elasticitätscoëfficient der Haargefässe ist wahrscheinlich am grössten. Da aber die Arterien weit dickere Wandungen besitzen, als die Venen von entsprechender Grösse, so sind die letzteren trotzdem nachgiebiger als die ersteren.

Den Elasticitätscoëfficienten der Arterie fand ich = 72,6, denjenigen der Vene = 94,9 Gr., den Elasticitätscoëfficienten einer elastischen Platte aus der Haut der Aorta allein = 161,0 Gr. An Arterien sowohl als Venen ist ferner nach meinen bis jetzt nicht veröffentlichten Messungen die Elasticität nach der Länge der Wandung grösser als in der Quere So war der Elasticitätscoëfficient der Aorta im Mittel aus mehreren Versuchen in der Länge 60,1, in der Quere 38,1, der Elasticitätscoëfficient der Jugularis in der Länge 97,4, in der Quere 47,0 Gr. Auch die Cohäsion der Venen ist nach Wertheim grösser als diejenige der Arterien. Die Angabe Volkmann's, dass die Carotis einen stärkeren Quecksilberdruck aushielt, ohne zu zerreissen, als die Jugularis desselben Thieres steht damit nicht in Widerspruch, da die Dicke der Wandung nicht dabei in Betracht gezogen wurde. Ueber den Begriff des Elasticitätscoëfficienten vergl. §. 26, S. 57.

§. 133. Allgemeine Gesetze der Bewegung von Flüssigkeiten in Röhren.

Der einfachste Fall, von dem wir ausgehen können, um die verwickelten Erscheinungen der Blutbewegung im Gefässsystem zu verstehen, ist die Bewegung einer Flüssigkeit in einem am Boden eines Druckgefässes seitlich angebrachten Ausflussrohr mit starrer, unelastischer Wandung (Fig. 38.) Wir nehmen an, dass die Flüssigkeit in dem

---

*) Wertheim, annales de chimie et de physique, 3. sér. t. XXI. Volkmann, Hämodynamik, §. 142. Wundt, Lehre von der Muskelbewegung.

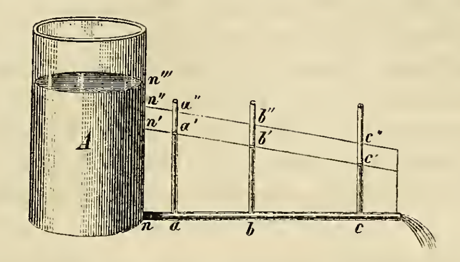


Fig. 38.

Druckgefäss immer auf gleicher Höhe erhalten werde. Dann ist die Geschwindigkeit, mit welcher sich die Flüssigkeit in dem Rohr bewegt, auf allen Punkten desselben gleich gross. Sie ist, so lange der Durchmesser des Rohrs bei gegebener Länge eine gewisse Grenze nicht übersteigt, proportional dem am Anfang des Rohrs stattfindenden Druck, seinem Querschnitt und umgekehrt proportional seiner Länge; ausserdem ist sie abhängig von der Beschaffenheit der Flüssigkeit. Die Druckkraft dagegen, welche die Theilchen der Flüssigkeit gegen einander ausüben, und welche als Seitendruck gegen die Wand gemessen werden kann, nimmt ab proportional der Entfernung von der Einflussöffnung. Setzt man daher bei a, b, c auf die Wand senkrechte Röhren ein, so nimmt die Höhe, bis zu welcher in diesen Röhren die Flüssigkeit ansteigt, ab proportional der Entfernung von der Einflussöffnung. Die Abnahme der in der Flüssigkeit vorhandenen Druckkraft wird daher durch die Gerade a′ c′ dargestellt, welche die Höhen der in den Röhren angestiegenen Flüssigkeit mit einander verbindet. Will man die Gesammtgrösse der in jedem einzelnen Querschnitt der Röhre vorhandenen Kräfte messen, so muss man zu der Druckkraft, welche durch die Höhen aa′, bb′, cc′ repräsentirt ist, die als Geschwindigkeit auftretende lebendige Kraft addiren. Diese letztere ist überall gleich gross, sie lässt sich also für jeden Querschnitt durch die auf die Linien aa′, bb′, cc′ aufgesetzten Linien a′a″, b′b″, c′c″ darstellen. Man denkt sich hierbei die lebendige Kraft der Bewegung in Druckkraft zurückübersetzt: wie der Druck in a durch eine Flüssigkeitssäule von der Höhe aa′, so ist die dort und in der ganzen Röhre vorhandene Geschwindigkeit durch eine Flüssigkeitssäule von der Höhe a′a″ zu Stande gekommen. Die Abnahme, welche die Gesammtsumme der Kräfte erfährt, wird durch die Gerade a″c″, welche der Geraden a′c′ parallel ist, ausgedrückt. Diese Abnahme kann nur ihren Grund haben in dem Widerstand, welchen die Flüssigkeit bei ihrer Bewegung findet. Da aber die Abnahme der Kräfte bloss die Druckkraft betrifft, die Geschwindigkeit hingegen constant bleibt, so kann auch die Ueberwindung des Widerstandes nur durch die Druckkraft geschehen. Der auf jeder Wegstrecke geschehende Verlust an Druckkraft ist somit gleich der Grösse des auf derselben Wegstrecke

in der Röhre vorhandenen Widerstandes. Die ganze im Anfang der Röhre vorhandene Druckkraft und Geschwindigkeit aa'' ist nicht vollkommen gleich der Druckkraft, welche die Flüssigkeit in dem Druckgefäss A ausübt, sondern etwas kleiner. Dies rührt davon her, dass die Flüssigkeit an der Einflussstelle in die Röhre einen Widerstand findet. Die Linie a''c'' trifft daher das Gefäss A an einem Punkte, der etwas unter dem Niveau der in demselben befindlichen Flüssigkeit liegt.

Die Höhe der Flüssigkeitssäule nn', welche dem Druck an der Uebergangsstelle des Druckgefässes in die Röhre entspricht, bezeichnet man als die Druckhöhe oder, weil der Druck gleich dem gesammten in der Röhre zu überwindenden Widerstand ist, als die Widerstandshöhe, während man die Höhe n'n'', welche der auf die Geschwindigkeit der Flüssigkeit zu verwendenden Kraft entspricht, als die Geschwindigkeitshöhe bezeichnet. Die Widerstandshöhe ändert sich proportional dem schon durchlaufenen Wege, sie ist an jeder Stelle der Röhre gleich dem noch zu überwindenden Widerstande. Die Geschwindigkeitshöhe dagegen bleibt an jeder Stelle gleich gross. Die in dem Druckgefäss übrig bleibende Höhe n''n''' ist die Höhe des Uebergangswiderstandes. Dieser Uebergangswiderstand wird wahrscheinlich durch die an der Einflussstelle in die Röhre stattfindende Wirbelbewegung veranlasst, welche einen Verlust von lebendiger Kraft bedingt. Bei sehr engen Röhren nimmt dann der Druck von der Einflussöffnung an nach den Ordinaten einer geraden Linie weiter ab (n'c' Fig. 38), in weiteren Röhren dagegen steigt nach Jacobson der Druck, nachdem er an der Einflussöffnung plötzlich gesunken ist, in dem nächst gelegenen Theil der Röhre wieder an und erreicht darauf ein Maximum, das um so näher der Einflussöffnung liegt, je enger die Röhre ist, und von dem an dann erst der Druck in einer geraden Linie sinkt. Die Ursache dieser Erscheinung ist noch nicht erklärt. Uebrigens ist leicht ersichtlich, dass dies die Unsicherheit der in §. 131 angegebenen Bestimmung der Herzkraft vergrössert.

Den Druck, welchen die in einer Röhre strömende Flüssigkeit ausübt, misst man, wie in Fig. 38 angedeutet ist, mittelst seitlich eingesetzter Druckröhren. Verlängert man die gerade Linie, welche durch die oberen Endpunkte der in diesen Druckröhren stehenden Flüssigkeit geht, bis an das Druckgefäss, so erhält man die Druckhöhe oder Widerstandshöhe (nn'). Ludwig und Stefan hatten behauptet, die Spannung des Stroms sei nicht nach allen Richtungen gleich gross, da der Seitendruck beträchtlich abnehme, wenn man die Druckröhre der Axe des Stroms näher bringe. Jacobson hat diese Abnahme aus den Stromstörungen erklärt, welche die Einbringung der Manometerröhre veranlasst.

Um die Geschwindigkeitshöhe zu bestimmen, muss man die Geschwindigkeit des Stromes kennen. Die Geschwindigkeit in 1 Secunde ist gleich dem Flüssigkeitsvolum, das in 1 Secunde ausfliesst, dividirt durch den Querschnitt der Röhre. Ein Flüssigkeitstheilchen aber, welches durch den Druck einer Flüssigkeitssäule n'n'' in Bewegung kommt, erhält eine Geschwindigkeit, die ebenso gross ist, als wenn das Theilchen von der gleichen Höhe herabgefallen wäre. Nach den Fallgesetzen ist nun, wenn n'n'' die Fallhöhe ist und man mit v die Endgeschwindigkeit, mit g die Beschleunigung durch die Schwere bezeichnet,

$n'n'' = \frac{v^2}{4g}$. Hiernach lässt sich sowohl aus der Geschwindigkeitshöhe die Geschwindigkeit als aus der Geschwindigkeit die Geschwindigkeitshöhe berechnen *).

Die Abhängigkeit, in welcher die Geschwindigkeit von dem Druck in dem Druckgefäss und den Dimensionen der Röhre steht, ist zuerst von Poiseuille für capillare Röhren aufgefunden und neuerdings von Jacobson auch für weitere Röhren bis zu einer gewissen Grenze bestätigt worden. Ueberschreitet der Querschnitt der Röhre diese Grenze, so geht zugleich das continuirliche in ein stossweisses Ausfliessen über (Hagen). Hiernach gilt, wenn man mit p den Druck, mit r den Radius und mit l die Länge der Röhre, ferner mit R eine von der Beschaffenheit der Flüssigkeit abhängige Constante bezeichnet, die Gleichung $v = \frac{p}{R} \cdot \frac{r^2}{l}$. Diese Gleichung lässt sich theoretisch begründen, falls man annimmt, dass die Flüssigkeitstheilchen bei der Bewegung nur an einander, nicht an der Wandung sich reiben, dass also an der letzteren eine ruhende Flüssigkeitsschichte hängen bleibt. Wie aus Poiseuille's Versuchen hervorgeht, ist dies für Glaswände (und ohne Zweifel auch für die leicht benetzbaren thierischen Gefässwände) in der That richtig, während dagegen an Metallwänden nach Helmholtz und Piotrowsky eine Reibung stattfindet; für diesen Fall tritt dann an die Stelle der obigen eine zusammengesetztere Gleichung. Uebrigens gelten alle diese Beziehungen nur für gleich bleibende Temperatur. Mit steigender Temperatur nimmt die Geschwindigkeit beträchtlich zu **).

Die eben erörterten Gesetze ändern sich, wenn die Röhre, in welcher die Flüssigkeit sich bewegt, ihren Durchmesser ändert oder sich verzweigt. In einer Röhre, deren Durchmesser sich sprungweise ändert, bleibt die Geschwindigkeit innerhalb eines jeden der gleich weiten Röhrenabschnitte constant, und der Druck fällt in jedem Röhrenabschnitt geradlinig ab. Da aber durch jeden Querschnitt der ganzen Röhre in gleichen Zeiten gleich viel fliessen muss, und doch in einem grösseren Querschnitt mehr Theilchen Platz finnen, als in einem kleinen, so verhalten sich die Geschwindigkeiten in den einzelnen Abschnitten der Röhre umgekehrt wie die Querschnitte derselben. Da ferner bei abnehmender Geschwindigkeit der von der Reibung der Flüssigkeitstheilchen an einander herrührende Widerstand abnimmt, so muss auch der Druck abnehmen, der ja immer dem noch zu überwindenden Widerstand gleich ist. Dagegen tritt stets an der Einmündungsstelle eines engeren in einen weiteren Röhrenabschnitt wegen der hier stattfindenden Geschwindigkeitsverminderung eine dieser entsprechende Druckvermehrung und umgekehrt an der Einmündungsstelle eines weiteren in einen engeren Röhrenabschnitt wegen der stattfindenden Geschwindigkeitsvermehrung eine entsprechende Druckverminderung auf. Aendert sich der Querschnitt der Röhre nicht sprungweise, sondern all-

*) Ludwig und Stefan, Wiener Sitzungsberichte, Bd. 32. Jacobson, Archiv f. Anatomie u. Physiologie, 1860 und 61.

**) Poiseuille, mémoires des savants étrangers, t. IX. Jacobson, a. a. O. Helmholtz und Piotrowsky, Wiener Sitzungsberichte Bd. 40.

mälig, so stellen natürlich auch die Veränderungen des Drucks und der Geschwindigkeit nicht sprungweise, sondern allmälig sich ein.

Die Fig. 39 verdeutlicht die Strömungserscheinungen in ungleich weiten Röhren. Errichtet man über den Röhrenabschnitten B, C und D Ordinaten, welche

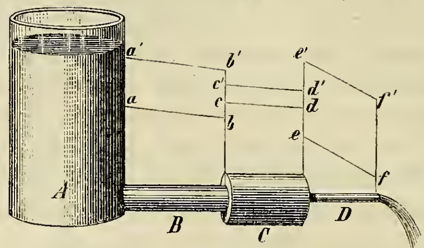


Fig. 39.

die Druckgrössen bedeuten, so erhält man durch Verbindung derselben die drei Linien ab, cd und ef, durch welche die Veränderung des Drucks in dem ganzen Röhrensystem dargestellt wird. Trägt man über diesen die in jedem Röhrenabschnitt vorhandene Geschwindigkeitshöhe auf, so erhält man die den vorigen parallelen Linien a'b' c'd' und e'f', durch welche die Veränderungen der Geschwindigkeit in dem Röhrensystem dargestellt werden. Beim Uebergang von B in C nimmt der Druck um bc zu und entsprechend die Geschwindigkeit um b'c' ab, beim Uebergang von C in D nimmt der Druck um de ab und die Geschwindigkeit um d'e' zu. Die Neigung der Linien ab, cd, ef zur Abscissen-Axe ist um so stärker, je enger der Röhrenabschnitt ist. Bei dieser Darstellung sind übrigens die Druck- und Geschwindigkeitsänderungen an der unmittelbaren Einmündungsstelle der Röhrenabschnitte in einander, die sehr verwickelt und noch nicht hinlänglich bekannt sind, nicht berücksichtigt worden. Jedenfalls findet an diesen Einmündungsstellen ein Uebergangswiderstand, ähnlich wie an der Einmündung des Gefässes A in die Röhre, statt, und es ist daher vorauszusetzen, dass b'c'', d'e'' nicht = bc, de, sondern etwas kleiner sind, d. h., dass nicht ganz so viel Geschwindigkeit gewonnen wird, als Druck verloren geht und umgekehrt. Allgemein lässt sich der Einfluss von Erweiterungen und Verengerungen des Strombetts so ausdrücken, dass jede Erweiterung lebendige Kraft in Spannkraft und jede Verengerung Spannkraft in lebendige Kraft überführt. (Vergl. §. 60.) Hieraus geht zugleich hervor, dass in jeder Röhre, in der die Flüssigkeit noch durch erweiterte oder verengerte Stellen hindurchfliessen muss, die an einer bestimmten Stelle gemessene Druckkraft nicht gleich der Summe der noch zu überwindenden Widerstände sein muss, sondern dass sie grösser oder kleiner sein kann, je nach der Summe der Erweiterungen oder Verengerungen, die noch folgen.

Die Erscheinungen der Strombewegung in verzweigten Röhren richten sich nach den bei der Verzweigung eintretenden Aenderungen des Gesammtquerschnitts und nach den an den Verzweigungsstellen vorhandenen Widerständen. Die letzteren bewirken eine Verminderung sowohl des Drucks als der Geschwindigkeit; diese Verminderung ist um so grösser, einen je stumpferen Winkel die Zweige der Strombahn mit einander bilden.

Unter der zahllosen Menge möglicher Fälle interessirt uns hier nur derjenige, der bei der Verzweigung der Blutbahn stattfindet. Das einfachste Schema dieser

Verzweigung stellt die Fig. 40 dar. Eine Röhre spaltet sich in zwei Zweige von grösserem Gesammtquerschnitt, die wieder in eine einfache Röhre von dem ursprünglichen Querschnitt zusammenmünden. Wir betrachten zuerst den Erfolg, den die einfache Querschnittsveränderung haben würde, und compliciren dann erst diesen mit dem Einfluss der Widerstände an den Verzweigungsstellen. In dem Abschnitt A B bezeichnet die Linie ab das Sinken des Drucks, die ihr parallele gh die constante Geschwindigkeit. Würde nun bei B bloss Querschnittszunahme stattfinden, so würde der Druck von b auf c′ steigen und dafür die Geschwindigkeit von h auf i′ sinken; ebenso würde dann bei C der Druck von d′ auf e′ sinken und dafür die Geschwindigkeit von h′ auf l′ steigen. Die punktirten Linien würden also von B an die Veränderungen des Drucks und der Geschwindigkeit angeben. Nun findet sich aber bei B und ebenso bei C ein Widerstand, der gleichzeitig einen Verlust von Druckkraft und an lebendiger Kraft bedingt. Daher kann bei B der Druck nicht bis c′, sondern nur bis c steigen, die Geschwindigkeit aber muss nicht bloss bis i′, sondern bis i sinken. Bei C sinkt dann der Druck um de, welches grösser als d′e′ ist, die Geschwindigkeit hingegen steigt um lk, welches kleiner als l′k′ ist. So wird durch die ausgezogenen Linien die wirkliche Veränderung des Drucks und der Geschwindigkeit in dem verzweigten Röhrensystem dargestellt.

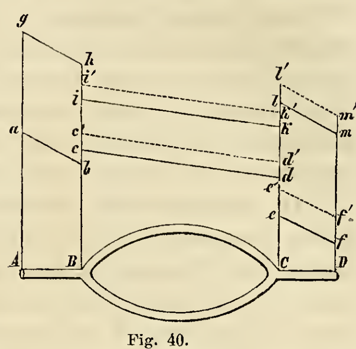


Fig. 40.

Wenn durch eine Röhre mit ausdehnbarer und elastischer Wandung sich eine Flüssigkeit in continuirlichem Strome bewegt, so folgt diese, sobald sich die Röhre so weit ausgedehnt hat, dass ihre elastische Kraft der Druckkraft das Gleichgewicht hält, den nämlichen Gesetzen wie eine Flüssigkeit in einer starren und unelastischen Röhre. Anders verhält es sich, wenn der Druck, der die Bewegung erzeugt, stossweise einwirkt. In diesem Fall pflanzen in einem starren Rohr Druck und Geschwindigkeit sehr rasch durch die Flüssigkeit sich fort, und abgesehen von dieser geringen Fortpflanzungsgeschwindigkeit folgen Druck und Geschwindigkeit in den dem Stoss entsprechenden Pausen denselben Gesetzen wie in einer unter continuirlichem Druck strömenden Flüssigkeit.

Wenn dagegen der stossweise Druck auf eine Flüssigkeit in einer elastischen Röhre wirkt, so dehnt unter dem Einfluss des Stosses der der Einflussöffnung nächste Röhrenabschnitt sich aus. Hört der Stoss auf, so zieht sich derselbe wieder zusammen, indem er die Flüssigkeit in den ihm nächst gelegenen Abschnitt der Röhre eintreibt, so dass nun dieser sich ausdehnt. So muss in der Wandung der Röhre eine positive Welle sich fortpflanzen. Die Fortpflanzung dieser Welle geschieht um so rascher, eine je grössere elastische Kraft die Wandung des Rohrs besitzt, d. h. je weniger ausdehnbar das letztere ist. Wäh-

rend die Welle vom Anfang zum Ende der Röhre sich fortpflanzt, wird zugleich die Flüssigkeit in derselben Richtung fortgetrieben. Da die Wellenbewegung des Rohres der Flüssigkeit sich mittheilt, so ist die Bewegung eines jeden Theilchens der letzteren aus der einfach fortschreitenden Bewegung und aus der Wellenbewegung zusammengesetzt. Man kann daher auch die Bewegung der ganzen Flüssigkeit in eine Strömungsbewegung und in eine Wellenbewegung zerlegen. Die resultirende Bewegung erhält man, wenn man beide zusammensetzt.

Die Erscheinungen der Strömungsbewegung in einer unelastischen Röhre bestehen, wie oben dargethan wurde, vorausgesetzt, dass dieselbe überall von gleichem Querschnitt ist, in einer constanten Geschwindigkeit und in einem proportional der durchlaufenen Länge abnehmenden Druck. Wird jedoch die Bewegung durch einen Stoss bewirkt, der bis zu einem Maximum zunimmt und dann wieder bis auf Null sinkt, so werden auch Druck und Geschwindigkeit zunehmen und wieder abnehmen, und zwar der Druck von einer gewissen Grösse an, da vorausgesetzt wird, dass die Röhre anfänglich schon unter einem gewissen Druck gefüllt ist, die Geschwindigkeit aber von Null an. Wiederholen sich nun jene Stösse periodisch, so werden auch die Zu- und Abnahmen des Drucks und das Entstehen und Verschwinden der Strömung periodisch sich wiederholen.

Ist die Röhre elastisch, so wird durch die über dieselbe sich fortpflanzende Welle eine Reihe von Veränderungen des Querschnitts hervorgerufen. Nach den allgemeinen Gesetzen der Strombewegung in Röhren mit veränderlichem Querschnitt muss hierbei in jeder erweiterten Stelle (bei jedem Wellenberg) der Druck zunehmen und die Geschwindigkeit abnehmen, in jeder verengerten Stelle (bei jedem Wellenthal) der Druck abnehmen und die Geschwindigkeit zunehmen. Da die Welle eine sich bewegende Form ist, so müssen diese Druck- und Geschwindigkeitsveränderungen an jeder Stelle des Rohrs in einer fortwährenden periodischen Veränderung begriffen sein, die dem periodischen Verlauf der Welle entspricht. Die durch die Querschnittsveränderungen bedingten Schwankungen des Drucks und der Geschwindigkeit müssen sich ferner mit den Schwankungen, welche die stossweise Druckkraft für sich bewirkt, summiren, wobei jedoch zugleich diese unmittelbare bewegende Wirkung des Stosses wegen der Ausdehnbarkeit der Wandung geringer ist als in einer starren Röhre, da ein Theil der Druckkraft, welcher hier der Bewegung zu gute kommt, dort in der Ueberwindung der elastischen Kraft der Wandung verloren geht.

Wenn man auf diese Weise die durch den unmittelbaren Stoss bewirkte Geschwindigkeit und die durch die Wellen der elastischen Wand bewirkte Geschwindigkeit summirt, so ist klar, dass nur im Anfang der Röhre, unmittelbar hinter dem einwirkenden Stoss, die Bewegung eine intermittirende ist, d. h. aufhört, sobald der Stoss ein Ende hat,

und wieder beginnt, sobald der Stoss wieder anfängt. Im weitern Verlauf der Röhre wird die Bewegung niemals ganz intermittiren, sondern wenn die unmittelbar durch den Stoss in der Flüssigkeit bewirkte Bewegung aufhört, so wird die durch die Reaction der elastischen Wand erzeugte Bewegung noch eine Zeit lang andauern, und zwar bewegt sich die Flüssigkeit von dem Punkt an nicht mehr intermittirend, sondern bloss remittirend, wo ein neuer Stoss bereits anfängt, während die in der Wand verlaufende Welle noch nicht wieder zur Ruhe gekommen ist. Dieser Punkt liegt um so näher an dem Ort des Stosses, je häufiger die einzelnen Stösse auf einander folgen. Da nun der von der elastischen Wandung ausgeübte Druck von der ursprünglichen Stosskraft herstammt, so wird unter dem Einfluss der elastischen Wandung nur die in einer kurzen Zeit einwirkende Stosskraft auf eine grössere Zeit vertheilt. Offenbar muss diese Vertheilung um so gleichmässiger geschehen, je weiter man sich von der Stelle des Stosses entfernt. Von einem gewissen Punkte an muss daher der remittirende in einen continuirlichen Strom übergehen. Dieser Punkt, der ebenfalls dem Ort des Stosses um so näher rückt, je grösser die Häufigkeit der Stösse ist, muss an derselben Stelle liegen, an welcher die Wellen des elastischen Rohrs unmerklich geworden sind, da ein continuirlicher Strom nur in einer Röhre möglich ist, in der jeder einzelne Querschnitt unverändert bleibt. Wie die Schwankungen der Geschwindigkeit, so werden auch die Schwankungen des Drucks im Verlauf des Rohrs allmälig schwächer, bis endlich von dem Punkt an, wo die Wellen des Rohrs erlöschen, der Druck ähnlich wie in einer unelastischen Röhre continuirlich abnimmt. Die Einflüsse von Erweiterungen und Verzweigungen des Strombetts in elastischen Röhren sind nach den für starre Röhren gültigen Gesetzen zu beurtheilen.

Zur besseren Verdeutlichung des Obigen denken wir uns eine elastische Röhre mit einem Druckgefäss in Verbindung, aus welchem die Flüssigkeit stossweise in die Röhre eingelassen wird. Nach jedem Stoss soll am Ende der Röhre eine der eingelassenen entsprechende Quantität Flüssigkeit ausfliessen, so dass die gesammte Menge der in der Röhre enthaltenen Flüssigkeit nach Ablauf der Welle wieder die nämliche ist. Wäre die Flüssigkeit in einem continuirlichen Strome begriffen, so würde die Gerade ab (Fig. 41) die Veränderungen des Drucks und die ihr Parallele cd die constante Geschwindigkeit ausdrücken. Durch den Stoss und die Wellenschwingungen des Rohres erhält man für die Druckwerthe statt der Geraden ab die über dieser gezeichnete Wellenlinie, die eine stetig sich verändernde Form hat, indem in der nächsten Periode die jetzigen

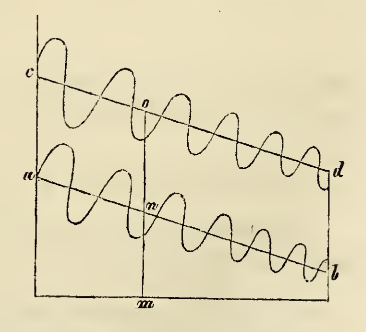


Fig. 41.

Wellenberge in Wellenthäler sich umgewandelt haben. Diese Wellenlinie schliesst sich allmälig vollständig der Geraden ab an. Die Schwankungen der Geschwindigkeit werden durch die über cd gezeichnete Wellenlinie ausgedrückt, deren Anfangspunkt die Ordinate Null hat, und die sich ebenfalls immer mehr der Geraden cd anschliesst. Die Gerade ab stellt die Veränderungen des mittleren Drucks dar, die ihr parallele cd bezeichnet die constante mittlere Geschwindigkeit. Für einen beliebigen Punkt m der Röhre ist also mn der mittlere Druck und no die mittlere Geschwindigkeit.

Die Zerlegung der Flüssigkeitsbewegung im elastischen Rohr in eine Strömungsbewegung und in eine Wellenbewegung, auf welcher die obigen Betrachtungen beruhen, lässt sich auf folgende Weise experimentell erläutern. Wenn man eine mit Flüssigkeit gefüllte elastische Röhre mit einem Druckgefäss verbindet und die Einflussöffnung des Druckgefässes, sowie die Ausflussöffnung der Röhre jede mit einem Hahn verschliesst, so erhält man, wenn der Hahn der Röhre geöffnet wird, der Hahn des Druckgefässes aber geschlossen bleibt, blosse Strömungsbewegung, da die Elasticität der Röhre die in ihr enthaltene Flüssigkeit austreibt. Schliesst man hingegen den Hahn der Röhre und öffnet momentan den Hahn des Druckgefässes, so erhält man blosse Wellenbewegung, die, wenn sie das Ende der Röhre erreicht hat, wieder gegen den Anfang der Röhre zurückläuft, u. s. f. Hat man endlich den Hahn der Röhre offen und öffnet momentan den Hahn des Druckgefässes, wie dies in der obigen Auseinandersetzung angenommen wurde, so erhält man Strömungs- und Wellenbewegung combinirt.

Aus der vereinten Wirkung der Strömungs- und Wellenbewegung ergibt sich auch die Bahn, die ein jedes Theilchen einer im elastischen Rohr sich bewegenden Flüssigkeit beschreibt. Bei der blossen Strömungsbewegung würde sich jedes Theilchen geradlinig nach der Ausflussmündung fortbewegen. Bei der blossen Wellenbewegung würde jedes Theilchen eine elliptische, in sich zurücklaufende Bahn beschreiben. Jeder Wellenberg würde es nach vorwärts und aufwärts, jedes Wellenthal um ebenso viel nach rückwärts und abwärts bewegen. Sind nun Strömungs- und Wellenbewegung mit einander combinirt, so muss sich auch für jedes Theilchen die fortschreitende mit der elliptischen Bahn combiniren. Unter dem Einfluss der positiven Welle einer elastischen Röhre würde also ein Theilchen etwa die Bahn ac (Fig. 42) beschreiben. Diese ganze Curve zeigt die

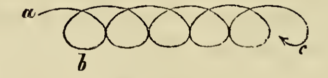


Fig. 42.

Bahn eines Theilchens während sechs auf einander folgender Wellen, ab entspricht einer einzigen Welle *).

§. 134. Bewegung des Blutes unter dem Einfluss der Herzkraft.

Nachdem wir die allgemeinen Gesetze festgestellt haben, nach welchen die Blutbewegung zu beurtheilen ist, gehen wir zur Ermittelung

*) Volkmann, Hämodynamik. Ludwig, Lehrb. der Physiologie, 2. Aufl. Bd. 2. Fick, medicinische Physik, 3. Abschn.

der besonderen Bedingungen über, die sich für dieselbe im Organismus vorfinden. Die wichtigste dieser Bedingungen ist die rhythmische Bewegung des Herzens.

Jeder Ventrikel wirft bei seiner Systole eine Quantität Blut in den Anfang der beiden arteriellen Systeme, jeder Vorhof nimmt bei seiner Diastole die gleiche Quantität Blut aus dem Ende der beiden venösen Systeme auf. Jede Ventrikelcontraction bewirkt daher eine positive Welle in den Arterien, jede Vorhofsdilatation bewirkt eine negative Welle in den Venen. Zwischen rechtem Ventrikel und linkem Vorhof einerseits, zwischen linkem Ventrikel und rechtem Vorhof anderseits findet somit ein Wechsel der Kräfte statt, den wir uns nach dem im vorigen §. benützten Beispiel durch ein Druckgefäss mit elastischem Schlauch versinnlichen können, welcher letztere an seiner Ein- und Ausflussöffnung durch einen Hahn abwechselnd geöffnet und geschlossen wird, wobei jedoch die Oeffnung des Ausflusshahns, dem Rhythmus der Herzbewegungen (§. 128) entsprechend, zum Theil noch mit der Schliessung des Einflusshahns zusammenfällt. Die Flüssigkeit wird dann in dem elastischen Schlauch unter dem Einfluss sowohl der von der Einflussmündung ausgehenden positiven Welle als der von der Ausflussmündung ausgehenden negativen Welle fortbewegt. Lassen wir die Flüssigkeit aus der Ausflussöffnung in das Druckgefäss einer zweiten, der ersten vollkommen entsprechenden Vorrichtung einströmen, aus deren Ausflussöffnung dieselbe wieder in das erste Druckgefäss zurückströmt, so entspricht dieses Schema vollständig dem Herzen mit den Systemen der Körper- und der Lungenblutbahn.

Die Blutbewegung in einem einzigen dieser Systeme hat E. H. Weber durch nebenstehende Vorrichtung schematisch nachgebildet. Er benützt zu derselben

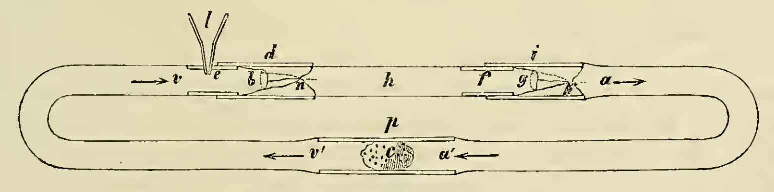


Fig. 43.

zwei Dünndarmstücke, aa', vv', von gleicher Grösse, deren Enden bei a' und v' über eine Glasröhre p und deren Enden bei a und v über zwei andere Glas- oder Holzröhren e und i gebunden sind; e ist in das Röhrenstück d eingeschoben, und in i ist das Röhrenstück f eingeschoben, f und d stehen durch ein kleineres Dünndarmstück h in Verbindung. In den Röhren d und i befinden sich aus Darmhaut gebildete röhrenförmige Ventile (b, g), die durch angebundene Fäden so befestigt sind, dass beide bloss nach einer Richtung, nämlich das Ventil b nach v hin und das Ventil g nach h hin geschlossen werden können. In der Röhre e befindet sich der Trichter l zum Eingiessen der Flüssigkeit. Das Röhrenstück h stellt nun den einfachen Ventrikel, das Stück aa' die arterielle, das Stück vv'

die venöse Blutbahn vor; in h befindet sich ein Schwamm c, der die capillare Blutbahn bezeichnet. Das Ventil b entspricht den venösen oder Zipfelklappen, das Ventil g den arteriellen oder Semilunarklappen. Ein auf h ausgeübter Druck öffnet das Ventil g, während er b schliesst, und erzeugt eine positive Welle, die durch a sich bis e fortpflanzt. Beim Nachlassen des Drucks schliesst sich g, während b in Folge der in h verminderten Flüssigkeitsmenge sich öffnet; es entsteht so eine negative Welle, die durch v sich bis k fortpflanzt Diese Vorrichtung ist besonders auch zur Beobachtung der positiven und negativen Schlauchwellen geeignet *).

Die beiden Wellenpaare, die das als eine doppelte Druck- und Saugpumpe wirkende Herz erzeugt, sind in ihrer Stärke beträchtlich verschieden, da die Kräfte, welche die positiven Wellen in der Aorta und Lungenarterie hervorrufen, viel grösser sind als die Kräfte, welche die Anfänge der Körper- und Lungenvenen entleeren. Indem der Schluss der Semilunarklappen das Zurückstürzen des Arterienblutes ins Herz bei der Diastole, der Schluss der Zipfelklappen das Einstürzen des Herzblutes in die Venen bei der Systole verhindert, folgen sich im Anfang der Arteriensysteme nur positive, im Anfang der Venensysteme nur negative Wellen, die beide in demselben Sinne wirken. Die positive Arterienwelle pflanzt sich allmälig schwächer werdend gegen das Capillarsystem fort. Im normalen Zustande erlöschen die Wellen erst nahe vor diesem in den kleinsten Arterien. Die negative Venenwelle dagegen ist nur in den grössten Venenstämmen zu beobachten: sie erlischt so frühe theils wegen ihrer von Anfang an geringeren Stärke, theils wegen der Schlaffheit und schwächeren Anfüllung der Venen. Durch die positiven Wellen in den Arterien und die negativen Wellen in den Venen werden im Arteriensystem und im Anfang des Venensystems fortwährend Druck- und Geschwindigkeitsunterschiede erzeugt. Es entsteht so an der Mündung des Herzens in die Aorta ein intermittirender Strom, in den übrigen Arterien und in den grossen Venen ein remittirender Strom. Indem die Spannungsunterschiede nach den in §. 133 erörterten Gesetzen der Wellenfortpflanzung in elastischen Schläuchen allmälig sich ausgleichen, entsteht endlich in den Capillaren und kleineren Venen ein continuirlicher Strom. Die Ursache dieses Stroms ist gleichzeitig in den am Anfang und am Ende der Blutbahn erzeugten Druckunterschieden begründet. Jeder Druckunterschied in einem System communicirender Gefässe muss nach allgemeinen hydrostatischen Gesetzen sich ausgleichen. Dass aber diese Ausgleichung nicht eine stossweise ist, entsprechend den stossweisen Druckänderungen im Anfang und am Ende der Blutbahn, dies wird durch die Elasticität der Gefässhäute be-

*) E. H. Weber, Verhandl. der sächsisch. Gesellsch. der Wissensch. zu Leipzig, 1850.

dingt, welche den discontinuirlichen Druckunterschied an den von den Druckstellen entfernteren Orten in einen continuirlichen umwandeln.

Wenn man die in einem Gefäss durch die Wellenbewegung erzeugten Druckunterschiede als Ordinaten auf den Verlauf des Gefässes AC (Fig. 44) aufträgt, so hat man, wenn dieses Gefäss eine Arterie ist, an

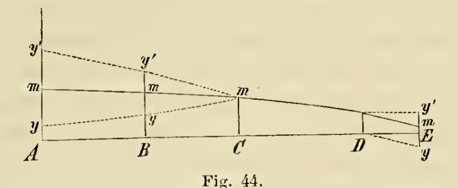


Fig. 44.

der dem Herzen näheren Stelle A einen Druckwechsel zwischen dem Maximum Ay' und dem Minimum Ay, an der entfernteren Stelle B einen Wechsel zwischen By' und By, die mittleren Drucke werden jedesmal durch die Linien Am, Bm bezeichnet. Die Linie m m m, welche hiernach die Veränderungen des mittleren Drucks bezeichnet, kommt gleichzeitig dem Maximum und dem Minimum des Drucks immer näher, bis sie endlich bei Cm mit denselben zusammenfällt, der Druck ist dann ein constanter geworden. Die Linie m m m neigt nur sehr wenig gegen die Abscissenaxe, d. h. der mittlere Druck nimmt nur sehr unbeträchtlich ab, da zwar einerseits durch die Widerstände Druck verbraucht wird, anderseits aber durch die Erweiterung gegen das Capillarsystem hin auf Kosten der Geschwindigkeit Druck erzeugt wird. In dem Capillarsystem und in den kleineren Venen, von C bis gegen D, nimmt dann langsam der constante Druck ab, bis endlich in den grösseren Venen, von D an, der Druck wieder discontinuirlich wird, indem mit jeder Vorhofserweiterung ein mit der Annäherung an das Herz wachsender negativer Druck, Ey, sich einstellt, der nach der Systole wieder auf einen durch die Anfüllung von den kleineren Venen aus bedingten positiven Druck Ey' steigt. Dieser positive Druck bleibt bei der Schwäche der negativen Welle immer noch der grössere, so dass auch der Mitteldruck Em positiv bleibt. Nach Messungen, die mittelst in die Seitenwand der Gefässe eingeführter Manometer ausgeführt wurden, beträgt der mittlere Blutdruck in den grossen Arterien beim Menschen 120 bis 110 Mm. Quecksilber (Faivre), beim Pferde schwankt der gefundene Mitteldruck zwischen 320 und 110, beim Hunde zwischen 190 und 170, beim Kaninchen zwischen 90 und 50 Millim. Quecksilber (Ludwig.) In der vena facialis der Ziege fand Volkmann den Mitteldruck = 41 Millim. und gleichzeitig in der jugularis = 18 Millim. Quecksilber; in der Jugularvene des Hundes fanden Ludwig und Mogk einen mittleren Druck von 2—15 Millim. In der Lungenarterie bestimmten Ludwig und Beutner den mittleren Druck bei Kaninchen zu 22, bei Katzen zu 17, bei Hunden zu 29 Millim.; in den Lungenvenen der Katze fand Beutner in einem

Falle 10 Millim. Quecksilber. Der Druck in den kleineren Arterien und Venen sowie in den Capillaren hat bis jetzt noch nicht bestimmt werden können.

Die zeitlichen Schwankungen, welche der Blutdruck in den grösseren Gefässen zeigt, hängen nicht bloss in der durch die Fig. 44 angedeuteten Weise von deren Entfernung vom Herzen, sondern ausserdem wesentlich von der Frequenz und Intensität der Herzcontractionen ab. Wenn die Herzbewegungen langsam auf einander folgen und energisch sind, so unterscheiden sich Maximum und Minimum des Drucks sehr beträchtlich von dem Mitteldruck. Die Spannungen in einer grösseren Arterie haben dann den in Fig. 45 gezeichneten Verlauf,

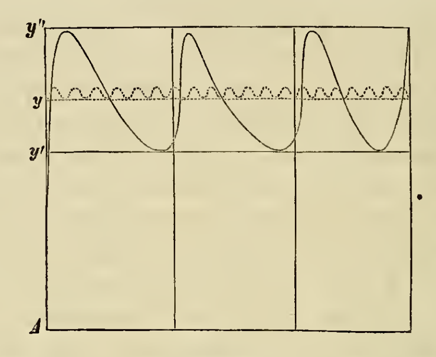


Fig. 45.

in welcher die Ordinate Ay den mittleren Druck, Ay′ das Minimum und Ay″ das Maximum des Drucks bezeichnet. Zugleich rückt, je seltener die Herzschläge werden, der Punkt, wo die Druckschwankungen einem constanten Druck Platz machen, um so weiter hinaus. Bei der grössten Verminderung der Herzschläge bewegt sich daher das Blut sogar in den Capillaren und Venen pulsirend. Den umgekehrten Erfolg hat eine sehr erhöhte Frequenz der Herzbewegungen. Durch diese bekommen die Spannungen in einer grösseren Arterie den in Fig. 45 mit punktirten Linien angedeuteten Verlauf. Maximum und Minimum des Drucks weichen nur wenig von dem mittleren Druck Ay ab. Dieser Mitteldruck selber ist aber, sogar wenn die einzelnen Herzcontractionen von geringerer Energie sind, beträchtlicher als der durch seltenere Herzbewegungen erzeugte Mitteldruck. Ebenso tritt hier schon näher dem Herzen der Punkt auf, wo die Spannung constant wird. Man besitzt in der Innervation des Vagus ein Mittel, um die beiden in Fig. 45 dargestellten Extreme der Druckschwankung hervorzubringen. Reizung des Vagus gibt die stärkeren und langsameren Schwankungen mit dem geringeren Mitteldruck, Durchschneidung dieses Nerven gibt die schwächeren und rascheren Schwankungen mit dem grösseren Mitteldruck. Wenn aber der Mitteldruck in dem arteriellen System steigt, so muss er gleichzeitig im venösen System sinken und umgekehrt, da der gesammte Druck,

den das Blut im ganzen Gefässsystem ausübt, sich nicht ändern kann, so lange die Blutmenge dieselbe bleibt, da also in einer gegebenen Zeit ebenso viel Blut aus den Venen ausfliessen muss, als in derselben Zeit in die Arterien einfliesst. So fand Brunner den mittleren Druck in der Carotis nach Durchschneidung der beiden nervi vagi gleich 122,4 Millim. und an der Jugularis gleich 1 bis 1,9 Mm., bei Erregung des Nerven sank dann der Druck in der Arterie auf 13,3 Mm., in der Vene stieg er auf 3,8 Mm.

Darauf dass das wesentliche Moment für die Bewegung des Blutes aus den Arterien in die Venen nicht, wie man früher geglaubt hatte, der von der Herzkraft direct ausgeübte Stoss, sondern der durch diesen Stoss erzeugte Druckunterschied sei, der nach hydrostatischen Gesetzen sich ausgleichen muss, hat zuerst E. H. Weber hingewiesen. Arterien- und Venensystem verhalten sich hiernach wie zwei communicirende Gefässe. Die Druckzunahme in den Arterien bei der Systole entspricht dem Eingiessen eines neuen Flüssigkeitsquantums in das erste Gefäss, dem alsbald ein Abfluss in das zweite Gefäss folgen muss. Die Druckabnahme in den Venen bei der Diastole entspricht dem Ausschöpfen eines Flüssigkeitsquantums aus dem zweiten Gefäss, dem alsbald ein Nachfluss aus dem ersten Gefäss folgen muss, bis der Druck in den beiden Gefässen wieder derselbe geworden ist *).

Nachdem schon früher Hales den Druck des Blutes in den grösseren Gefässstämmen mittelst einer senkrecht zur Axe eingeführten Glasröhre zu messen versucht hatte, wurden in neuerer Zeit von Poiseuille solche Versuche umfangreicher und nach genauerer Methode angestellt. Er schätzte den mittleren Druck in allen Arterien auf 160 Mm. Quecksilber und gab an, dass derselbe im ganzen Arteriensystem bis zu den kleinsten Aesten sich gleich bleibe. Darnach würde also in unserer Fig. 44 die Curve mm eine der Abscissenlinie parallele Gerade sein. Es würde dies voraussetzen, dass die in Folge der Erweiterung des Gesammtquerschnitts eintretende Druckzunahme genau die in Folge der Widerstände eintretende Druckverminderung conpensire. Dies ist, wie Ludwig nachgewiesen hat, für die grösseren Arterien in der That richtig, während hingegen in den kleineren Arterienstämmen nach Volkmann eine merkliche Druckverminderung sich nachweisen lässt.

Man benützt zur Messung des Drucks in den Arterien oder Venen das Poiseuille'sche Hämadynamometer. Dasselbe ist ein mit Quecksilber gefülltes Manometer (s. Fig. 46 e), dessen einer Schenkel (bei l) mit einem Metallrohr verbunden ist, das an seinem freien Ende ein durch Ludwig verbessertes Ansatzstück trägt, welches aus zwei Platten besteht, deren obere durch eine Schraube gegen die untere festgeschraubt werden kann. Die untere Platte dieses Ansatzstücks wird durch einen Einschnitt in das Gefäss eingeführt und darauf durch Festschrauben der oberen Platte der Einschnitt geschlossen. Die ganze Röhre wird bis zum Quecksilber des Manometers mit einer verdünnten Lösung von kohlensaurem Natron (zur Verhinderung der Blutgerinnung) gefüllt. Die oben angegebenen Zahlen für den mittleren Druck geben die mittlere Erhebung

---

*) E. H. Weber, Verhandl. der sächsisch. Gesellschaft der Wissensch. zu Leipzig, 1850.

der Quecksilbersäule in dem Schenkel d des Manometers über diejenige in dem Schenkel l. Da nun aber auf d der Druck der Atmosphäre ruht, so müsste man streng genommen, um die ganze Druckgrösse zu erhalten, zu jeder Messung den Druck der Atmosphäre hinzuzählen. Dies ist unterblieben, weil für die Beurtheilung der die Blutbewegung erzeugenden Kräfte nur das Verhältniss der Spannungen in den verschiedenen Abtheilungen des Gefässsystems, nicht die absolute Grösse derselben eine Bedeutung hat.

Zur leichteren Verfolgung der zeitlichen Druckveränderungen bedient man sich des Kymographions (Wellenzeichners) von Ludwig. Dasselbe besteht

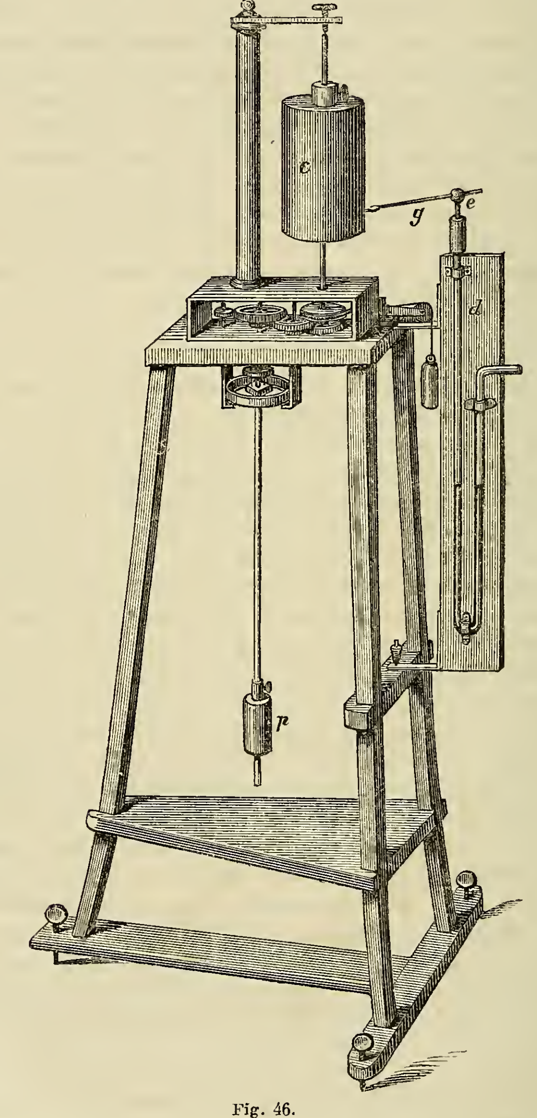


Fig. 46.

aus einem Messingcylinder c, der durch ein mit einem Rotationspendel p (oder

statt dessen auch mit Windflügeln) versehenes Uhrwerk mit gleichförmiger Geschwindigkeit um seine Axe bewegt wird. Das an das Gestell des Kymographions festgeschraubte Hämodynamometer zeichnet mittelst eines auf dem Quecksilber der Manometerröhre d sich bewegenden Stäbchens aus Elfenbein e, das oben eine Borste oder einen Pinsel g trägt, die Druckschwankungen auf ein über den Cylinder gespanntes berusstes Papier. Man erhält so die in Fig. 45 gegebenen Druckcurven unmittelbar durch das Instrument aufgezeichnet. Die Sicherheit der durch das Kymographion aufgezeichneten Angaben des Hämodynamometers ist angezweifelt worden, weil bei rasch auf einander folgenden bedeutenden Druckschwankungen das Quecksilber des Manometers in Eigenschwingungen gerathe, so dass der Verlauf der aufgezeichneten Curven den Gang der Druckwerthe des Blutes nicht vollkommen treu wiedergibt. Diesem Uebelstand lässt sich jedoch dadurch entgehen, dass möglichst wenig Quecksilber in das Manometer gefüllt wird, dass man zur Verbindung des Blutgefässes mit dem Manometer eine starre Metallröhre nimmt, und vorzüglich dadurch, dass man die Uebertragung des Blutdrucks auf das Quecksilber durch einen zwischengeschobenen Widerstand, z. B. durch unvollkommenes Oeffnen des Hahns, verlangsamt, das letztere Verfahren macht es zwar unmöglich, die absoluten Werthe der Druckschwankungen zu erhalten, wohl aber erhält man dadurch die absoluten Werthe des Mitteldrucks, sowie man auch erreicht, dass die Manometerschwankungen den Schwankungen des Blutdrucks zeitlich genau entsprechen*).

Faivre hat zur manometrischen Messung des Blutdrucks beim Menschen die blossgelegten Gefässe Amputirter benützt **). Da aber solche Messungen keinem normalen Zustand entnommen sind, auch sich zu denselben nicht oft Gelegenheit bieten dürfte, so hat man zur Untersuchung der Schwankungen des Blutdrucks beim lebenden Menschen andere Hülfsmittel nöthig. Das einfachste dieser Mittel ist das Pulsfühlen. Wir unterscheiden mit dem Finger an dem Puls ausser der Häufigkeit seiner Wiederkehr sein schnelles oder langsames Ansteigen (pulsus celer und tardus), den Grad der Anfüllung der Arterie (p. plenus und vacuus), sowie den Grad ihrer Spannung (p. mollis und durus). Im Allgemeinen wird eine stärkere Anfüllung der Arterie mit einer grösseren Wandspannung derselben zusammenfallen, da aber die Spannung ausser von der Anfüllung auch von der Elasticität der Wand abhängt, so kann unter Umständen auch ein voller Puls weich und ein leerer Puls hart sein. Der Druckzeichner gibs uns über das celer und tardus, mollis und durus, nicht aber über das plenus und vacuus Aufschluss; in dieser Beziehung übertrifft also ein geübter Finger die instrumentellen Hülfsmittel. Um für die Untersuchung des menschlichen Pulses den Druckzeichner zu ersetzen und um zugleich das Pulsfühlen durch eine Methode zu unterstützen, die eine genauere Untersuchung des zeitlichen Verlaufs der Pulse erlaubt, hat Vierordt einen Fühlhebel angewandt, den er als Sphygmograph bezeichnet. Es ist dies ein zweiarmger Hebel, an dessen kleinerem Arm ein Plättchen befestigt ist, das auf eine leicht zugängliche Arterie aufgelegt wird. Man lässt dann den längeren Hebelarm die Pulse auf dem Kymographion

*) Ludwig, Müllers Archiv 1847. Volkmann, Hämodynamik. Brunner, die mittlere Spannung im Gefässsystem, Zürich 1854. Mogk, Zeitschr. f. rat. Med., n. F. Bd. 3. Fick, med. Physik, §. 318.

**) Faivre, gaz. méd. 1856.

aufzeichnen. Der Sphygmograph kann wegen der Unmöglichkeit der stets gleichen Application nur schwer zur Vergleichung des Drucks in verschiedenen Fällen angewandt werden, dagegen hat er über die zeitlichen Eigenthümlichkeiten des Pulses unter verschiedenen normalen und abnormen Verhältnissen Aufschluss gegeben. So hat Vierordt namentlich festgestellt, dass bei gleicher Frequenz der Herzschläge die Dauer der einzelnen Pulse eine sehr verschiedene sein kann, und dass ebenso bei gleicher Pulsdauer die Zeiten der Druckabnahme sich sehr verschieden zu einander verhalten können. Eine Modification des Vierordt'schen Instrumentes ist das Sphygmometer von Marey, das wegen seiner compendiösen Form in der ärztlichen Praxis vielfach Eingang gefunden hat.

Eine eigenthümliche Form des Pulses ist der doppelschlägige Puls (pulsus dicrotus). Bei ihm kommen auf jeden Herzschlag zwei Pulsschläge, von denen aber der eine schwächer ist und kürzer dauert. Die Doppelschlägigkeit des Pulses kann entweder herrühren von einer Eigenschwingung der Gefässwand in Folge einer sehr energischen, aber kurzdauernden Herzcontraction, oder von einer Reflexion der Welle in Folge eines Widerstandes oder endlich von einer ungleichförmigen Contraction des Herzens selber. Welcher dieser Ursachen oder ob verschiedenen derselben der pulsus dicrotus zuzuschreiben sei, ist noch unbekannt. Neuerdings hat Marey mit seinem Sphygmometer einen gewissen Grad von dicrotischem Puls geradezu als normale Erscheinung beobachtet. Es ist jedoch nicht völlig sichergestellt, ob hierbei der Beobachter nicht durch Eigenschwingungen seines Instrumentes sich täuschen liess. Nach den Prüfungen von Mach scheint übrigens allerdings das Marey'sche Sphygmometer eine grössere Garantie für die richtige Registrirung der Pulscurven zu geben als die früheren Instrumente *).

§. 135. Aeussere Förderungen und Widerstände der Blutbewegung.

Den Herzbewegungen steht in den Athmungsbewegungen ein wichtiges Förderungsmittel des Blutstroms zur Seite. Während der Brustkasten vollkommen in Ruhe ist, nach der Ex- und vor der Inspiration, wirken auf das Herz und die in der Brusthöhle enthaltenen grossen Gefässstämme zwei Kräfte ein: der von den Luftröhrenästen und Lungenbläschen aus durch das zarte Lungengewebe hindurch wirkende Luftdruck, und die in entgegengesetzter Richtung thätige elastische Kraft der Lungensubstanz. Das Herz und die grossen Gefässstämme sind somit einem Druck ausgesetzt, der gleich ist der Differenz des Luftdrucks und der Lungenelasticität, während auf die Gefässe ausserhalb des Brustkastens der volle Luftdruck einwirkt. Während der Luftdruck über 500 Mm. Quecksilber zu betragen pflegt, hält, wie Donders gefunden hat, die elastische Kraft der Lunge nach einer gewöhnlichen Exspiration einer Quecksilbersäule von 7,5 Mm. das Gleichgewicht. Hier-

*) Volkmann, Hämodynamik. Vierordt, die Lehre vom Arterienpuls, Braunschweig 1855. Marey, journal de la physiologie, 1860. Mach, Wiener Sitzungsberichte, Bd. 46.

durch wird schon während der Ruhe eine Saugkraft auf die in der Brusthöhle liegenden Blutbehälter ausgeübt, durch welche dieselben sich ausdehnen, bis die elastische Kraft ihrer Wandungen jener Saugkraft das Gleichgewicht hält. Nun haben aber die grossen Arterien weit dickere und desshalb minder ausdehnbare Wandungen als die Venen, und ausserdem ist der Querschnitt der letzteren beträchtlich grösser. Aus diesem Grunde muss die auf die Venen ausgeübte Saugkraft überwiegen. Es entsteht so allein durch die Lagerung und physikalische Beschaffenheit der Centralorgane des Gefässsystems im Anfang desselben ein Druckunterschied, der in demselben Sinne wirken muss, wie die Herzkraft.

Die in der Brusthöhle auf die Venen ausgeübte Saugkraft verändert sich bei der Einathmung. Indem nämlich die Lunge in Folge der Vergrösserung des Brustraums sich ausdehnt, wird die von ihr ausgeübte elastische Kraft vermehrt, bei einer gewöhnlichen Einathmung auf 8—9, bei einer tiefen Einathmung auf 30—40 Mm. Quecksilber; um ebenso viel wird also die auf die grossen Gefässe ausgeübte Saugkraft vergrössert. Dieser begünstigende Einfluss der Einathmung kommt besonders in Betracht für die Venen der Unterleibshöhle, da bei der Erweiterung des Brustraums das Zwerchfell nach unten steigt und den Druck in der Unterleibshöhle vergrössert. Den entgegengesetzten Erfolg hat die Ausathmung. Durch diese kommen die Gefässe in der Brusthöhle unter einen höheren Druck, der das in ihnen enthaltene Blut aus der Brusthöhle zu pressen strebt. In den Arterien kommt dieser Druck der Blutbewegung zu statten, in den Venen dagegen bewirkt er eine Stauung, durch welche der Einfluss in die Brusthöhle gehindert wird. Da jedoch die Venen minder stark gefüllt und schlaffer sind, überdies die Klappen in ihnen einen Rückfluss verhindern, so übertrifft die bewegungsfördernde Wirkung auf die Arterien die bewegungshemmende Wirkung auf die Venen. Nur durch sehr kräftige Ausathmungsbewegungen kann das Einfliessen des Venenblutes in die Brusthöhle völlig gehemmt werden.

Der angegebene Einfluss der Athmungsbewegungen gibt sich deutlich an den Druckschwankungen kund, welche in den Gefässen ausserhalb des Brustkastens zu beobachten sind. In den Venen steigt der Druck bei jeder Exspiration und sinkt bei jeder Inspiration. Diese durch die Athmungsbewegungen bedingten Druckschwankungen kommen allein an den Venen zur Beobachtung. An den Arterien dagegen erhält man zusammengesetzte Curven, die innerhalb der Druckschwankungen der Athmung die Druckschwankungen der einzelnen Pulse enthalten. In jeder solchen Curve (Fig. 47) entspricht der ansteigende Theil ab der Inspiration, der absteigende Theil bc der Exspiration; der mittlere Druck wird durch die Curve M M angedeutet. Der ansteigende Theil enthält wegen der während der Inspiration stattfindenden Bluterfüllung des Herzens von den Venen aus in einer gleichen Zeit mehr Pulsschwankungen als der ab-

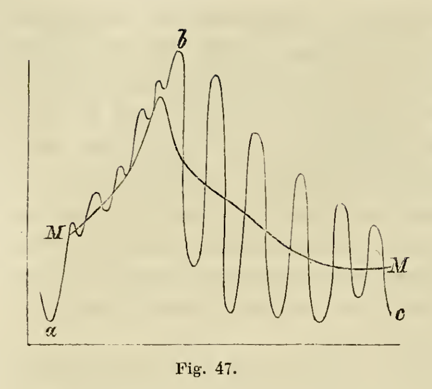


Fig. 47.

steigende Theil. Bei gleichmässiger Erregung des nervus vagus verschwindet diese Ungleichheit, und es wird zugleich die auf eine In- und Exspiration kommende Zahl der Herzpulse beträchtlich vermehrt. (Fig. 48).

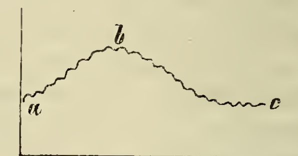


Fig. 48.

Das Ansteigen des Drucks während der Inspiration erklärt sich ebenfalls aus der Bluterfüllung des Herzens, vermöge deren das letztere mehr Blut in die Arterien pumpen kann, als während der Exspiration, wo das Herz weniger Zufluss von den Venen aus erhält. Da jedoch die Bluterfüllung des Herzens nicht sogleich im Anfang der Inspiration und ebenso seine Blutleere nicht sogleich im Anfang der Exspiration sich geltend macht, da im Gegentheil dort die Druckverminderung innerhalb des Brustraums auch auf den Inhalt der Arterien bis zu einem gewissen Grade aspirirend wirkt, während hier umgekehrt die Druckvermehrung denselben auszutreiben strebt, so fallen die Respirationsphasen nicht vollkommen mit den Druckschwankungen zusammen, sondern im Anfang der Inspiration dauert noch die Druckverminderung, im Anfang der Exspiration dauert noch die Druckvermehrung in den Arterien an.

Nachdem schon seit langer Zeit das An- und Abschwellen der Venen des Halses bei Ex- und Inspiration bekannt war, wies zuerst Donders durch seine Messungen der Lungenelasticität (über deren Methode vergl. die Physiologie der Athmung §. 144) und die daran geknüpften Folgerungen die Athmungsbewegungen als ein wichtiges Hülfsmittel der Blutbewegung nach. Von Demselben wurde auch die der An- und Abschwellung der Venen correspondirende Bewegnng des Gehirns auf die Veränderungen des Venenstroms bei der Athmung zurückgeführt. Der Einfluss der Athmungsbewegungen auf den Blutdruck wurde von Ludwig studirt. Nach Faivre betragen beim Menschen die Respirationsschwankungen in den grossen Arterien 10—20 Mm. Quecksilber, die gleichzeitigen Herzschwankungen nur 2—3 Mm. Die Athmungsschwankungen in den grösseren Venen scheinen nach Weyrich nicht ganz so beträchtlich zu sein. Da Ludwig in seinen ersten Versuchen nur die Druckschwankungen, nicht aber die Respirationsphasen auf das Kymographion aufzeichnen liess, so begieng er in Bezug auf den Zusammenhang der Druckschwankungen in den Arterien und der Respirationsphasen einen Irrthum, indem er glaubte, jeder Exspiration entspreche die Erhöhung des Blutdrucks und Beschleunigung der Herzschläge, jeder Inspiration die Erniedrigung des Blutdrucks und die Verlangsamung der Herzschläge. Erst in neuerdings gemeinsam mit Einbrodt vorgenommenen Versuchen, in welchen die Athmungsbewegungen gleichzeitig auf dem Kymographion verzeichnet wurden, fand Ludwig, dass umgekehrt während des grössten Theils der

Exspiration Druckverminderung, während des grössten Theils der Inspiration Druckerhöhung in den Arterien besteht. Einbrodt hat dieses Resultat auch noch auf andere Weise bestätigt. Er brachte die Luftröhre von Hunden mit einem Luftbehälter in Verbindung, in welchem die Luft beliebig verdichtet oder verdünnt werden konnte. Bei der den Druck in der Brusthöhle vermehrenden Verdichtung der Luft stellte sich nach kurzer Zeit Abnahme des Drucks im Aortensystem ein, während derselbe in den Venen zunahm; bei der den Druck in der Brusthöhle vermindernden Verdünnung der Luft stellte sich umgekehrt Druckzunahme in den Arterien und Druckabnahme in den Venen ein*).

Von weit geringerer Bedeutung als die Athmungsbewegungen sind für den Blutstrom solche Einflüsse, die auf die Gefässe ausserhalb des Brustraumes einwirken. Muskelbewegungen in der Umgebung der Gefässe wirken comprimirend auf die Gefässwand und dadurch hemmend auf den Blutstrom. Doch kann diese Hemmung höchstens an den Venen bei der Schlaffheit ihrer Wandungen bemerklich werden, und auch hier wird der Einfluss derselben theils durch die Klappen, theils durch die vielfachen Anastomosen wieder aufgehoben. Die Secretionen aus dem Blute müssen begünstigend auf den Blutstrom wirken, doch ist bei der geringen Quantität secernirter Flüssigkeiten im Vergleich zu der grossen Menge kreisenden Blutes diese Wirkung jedenfalls eine verschwindende. Vielfach hat man auch geglaubt, dass durch den Einfluss der Schwerkraft in den Venen der nach abwärts liegenden Körpertheile das Blut sich anhäufen müsse und dadurch zu den hier bekanntlich öfter vorkommenden Venenerweiterungen Veranlassung gegeben werde. Da aber in einem überall geschlossenen Röhrensystem durch die mit der Erweiterung wachsende elastische Spannung der Einfluss der Schwere alsbald sich ausgleichen muss, so ist auch hier eine das normale Maass überschreitende Erweiterung nur bei einer abnormen Beschaffenheit der Gefässhäute denkbar**).

§. 136. Geschwindigkeit des Blutstroms.

Die Geschwindigkeit des Blutstroms ist bei einer gegebenen Beschaffenheit der Herzkraft räumlichen und zeitlichen Veränderungen unterworfen. Sie ist nämlich verschieden 1) nach der Gefässprovinz, 2) nach dem Punkt des Gefässquerschnitts, und sie ist 3) in den Arterien und grossen Venen periodisch veränderlich mit den Herz- und Athmungsbewegungen. Bei der Messung der Blutgeschwindigkeit begnügt man

---

*) Donders, Zeitschr. f. rat. Med., n. F. Bd. 3 u. 4 Ludwig, Müllers Archiv 1847. Faivre, a. a O. Weyrich, de cordis adspiratione, Dorpat 1853. Einbrodt, Wiener Sitzungsberichte, Bd. 40.

**) Ludwig, Lehrb. der Physiologie, Bd. 2.

sich meistens, die auf einem bestimmten Querschnitt vorhandene mittlere Geschwindigkeit oder sogar bloss die mittlere Geschwindigkeit zwischen zwei in bekannter Entfernung von einander befindlichen Querschnitten zu bestimmen; ebenso werden bei der Messung in den Arterien und grossen Venen meistens bloss die Mittelwerthe aus sämmtlichen Perioden der Herz- und Respirationsbewegung berücksichtigt.

Die Blutgeschwindigkeit nimmt entsprechend den Veränderungen des Gesammtquerschnitts der Blutbahn in den Arterien gegen die Capillaren hin ab, in diesen ist sie am geringsten; in den Venen nimmt sie wieder zu, erreicht jedoch, da die Venenstämme einen etwas grössern Querschnitt als die Arterienstämme besitzen, nicht ganz ihren anfänglichen Werth. Von der absoluten Grösse des Drucks ist die Blutgeschwindigkeit unabhängig, aber sie wächst mit der Zunahme der Druckunterschiede. Daher ist die Geschwindigkeit im ganzen Gefässsystem bedingt durch die Energie der Herzbewegungen, mit der die Druckunterschiede zwischen Arterien- und Venensystem zunehmen, und die Geschwindigkeit in jedem Theil des Gefässsystems ist abhängig vom Druckunterschied der auf einander folgenden Querschnitte, der ausser durch die Herzbewegungen noch durch die Veränderungen des Lumens und die Wirkungen der Gefässmukeln bestimmt wird. Hieraus erklärt sich die Beobachtung von Lenz, dass Beschleunigung der Herzschläge in Folge von Vagusdurchschneidung die Blutgeschwindigkeit nicht erhöht, sondern herabsetzt, denn die Beschleunigung der Herzschläge erzeugt im Allgemeinen nur eine Vergrösserung des Mitteldrucks nicht der Druckunterschiede.

Wie in jeder in Röhren strömenden Flüssigkeit, so nimmt auch im Blute die Geschwindigkeit auf jedem Querschnitt ab mit der Annäherung an die Gefässwand: in der Axe ist die Bewegung am schnellsten, und an der Gefässwand unmittelbar adhärirt eine unbewegliche Flüssigkeitsschichte.

Bei den verschiedenen Säugethieren variirt die Blutgeschwindigkeit nur unerheblich, und es besitzen desshalb die an Thieren gewonnenen Resultate ohne Zweifel auch für den Menschen annähernde Gültigkeit. In der arteria carotis fand Volkmann die Blutgeschwindigkeit im Mittel = 300 Mm. in der Secunde, und er schätzt sie hiernach in der Aorta auf 400 Mm. In der arteria cruralis war sie schon auf 160 Mm., in der art. metatarsea des Pferdes sogar auf 56 Mm. gesunken. Ueber die Blutgeschwindigkeit in den Venen liegen nur wenige Messungen vor. Volkmann fand sie in der vena jugularis des Hundes im Mittel = 225 Mm. Die Blutgeschwindigkeit in den Capillaren wurde von Vierordt in der Retina des Menschen zu 0,75 Mm., von E. H. Weber im Schwanz der Froschlarve zu 0,57 Mm. in der Sec. bestimmt.

Die Geschwindigkeit des Blutstroms in den Arterien hat ihr Maximum zur Zeit der Systole, ihr Minimum zur Zeit der Diastole. Nach den Versuchen Vierordt's beträgt der systolische Zuwachs in den grossen

Arterienstämmen ungefähr $^1/_4$ bis $^1/_2$ der bei der Diastole bestehenden Geschwindigkeit. Ueber die Geschwindigkeitsschwankungen in den Venen und in Folge der Athmungsbewegungen existiren noch keine Messungen.

Die Dauer des ganzen Blutstroms, d. h. die Zeit, welche verfliesst, bis das aus einer Herzkammer ausströmende Blut wieder in dieselbe Herzkammer zurückkehrt, ist ausser von der Blutgeschwindigkeit abhängig von der Länge des ganzen Gefässsystems. Sie ist daher im Allgemeinen bei grösseren Individuen und grösseren Thierarten eine beträchtlichere. Aber die Kreislaufsdauer der grösseren Thiere ist auch relativ, im Verhältniss zum Körpergewicht eine beträchtlichere. So ist nach Vierordt die Kreislaufszeit beim Pferde 31,5, beim Menschen 23,1, beim Hunde 16,7, beim Kaninchen 7,4 Sec., und es erhält daher 1 Kiligr. Körpermasse nach einer ungefähren Schätzung beim Pferde 152, beim Menschen 207, beim Hunde 202, beim Kaninchen 592 Grm. Blut in 1 Minute. Dies erklärt sich daraus, dass die Dauer des Kreislaufs abhängig ist von der Pulsfrequenz, die bei kleineren Thieren beträchtlich bedeutender ist. Bei allen Säugethieren kommen daher ungefähr gleichviel (26—28) Herzschläge auf die Zeitdauer eines Kreislaufs. Eine Vergrösserung der Pulszahl beim nämlichen Thier setzt dagegen nach Hering, entsprechend den von Lenz für die Veränderung der Blutgeschwindigheit erhaltenen Resultaten, häufig die Dauer des Blutstroms nicht herab, sondern vergrössert sie.

Die Methoden zur Ermittelung der Blutgeschwindigkeit lassen sich in folgende drei Kategorieen bringen: 1) Die mittlere Querschnittsgeschwindigkeit wurde von Volkmann an den grösseren Gefässen mittelst seines Hämodromometers gemessen. Dasselbe besteht im Wesentlichen aus einem gebogenen mit einer Längentheilung versehenen Glasrohr, das mit Wasser gefüllt wird, und dessen beide mit Hahnen versehene Enden in die Durchschnittsenden eines Gefässes gebunden werden; man misst die Geschwindigkeit, mit der die Grenzlinie zwischen Blut und Wasser in dem Rohr fortschreitet. Die so erhaltenen Werthe sind jedenfalls etwas zu gering, da das Einsetzen des Instrumentes den Widerstand in der Blutbahn vergrössert. Mit dieser Methode verwandt ist die von E. H. Weber zuerst eingeschlagene mikroskopische Messung der Blutgeschwindigkeit in den Capillaren. Man bestimmt dabei die Zeit, in welcher ein Blutkörperchen die gegebene Länge eines Mikrometermasses zurücklegt. Dabei kann das Blutkörperchen nur eine kurze Strecke verfolgt werden, innerhalb deren sich im Allgemeinen die Querschnittsgeschwindigkeit nicht ändert. Mit genügender Sicherheit ist jedoch diese Methode nur an den durchsichtigen Theilen kaltblütiger Thiere (wie an der Schwimmhaut oder dem Mesenterium des Frosches, am Schwanz der Froschlarve) anwendbar, da bei warmblütigen Thieren der zur Blosslegung durchsichtiger Theile nothwendige Eingriff die Circulation stört Zur Messung der Blutgeschwindigkeit in den Capillaren der Retina benützt Vierordt die auf einen Milchglasschirm projicirte Gefässfigur d. h. die entoptische Wahrnehmung der Retinagefässe des eigenen Auges (s. die Physiologie des Gesichtssinns). Bei der mikroskopischen Beobachtung der Circulation

in den kleinsten Arterien und Venen und in den Capillaren überzeugt man sich zugleich von der Verschiedenheit der Geschwindigkeit auf den verschiedenen Punkten des Querschnitts. Diese scheint im Blute noch beträchtlicher zu sein als in einer Flüssigkeit, die keine körperlichen Elemente führt, da die an der Wand adhärirenden Elemente selbst als Widerstand auf die Bewegung wirken. In den kleinsten Arterien nehmen regelmässig die rothen Blutkörperchen die Axe des Gefässes ein, dicht an der Wandung bewegt sich der langsamere Strom von Plasma und Lymphkörperchen. Nur wenn der Strom sich sehr verlangsamt, wird der centrale rothe Faden breiter, und es mischen sich endlich auch rothe Körperchen mit der Wandschichte; in den Venen ist der centrale Faden, wegen der in ihnen vorhandenen geringeren Geschwindigkeit, immer weiter als in den zugehörigen Arterien. In den Capillaren sind Blut- und Lymphkörperchen im mittleren Theil des Stroms mit einander gemischt, und an der Wand bewegt sich ein farbloser Strom reinen Plasmas. Die Ursache dieser Erscheinungen liegt offenbar darin, dass einerseits von den Formelementen des Blutes die weissen Körperchen träger beweglich sind, und dass anderseits das Plasma eine grössere Adhäsion zur Wand besitzt als die Körperchen. Die Trägheit der Lymphkörperchen erklärt sich theils aus ihrer bedeutenderen Grösse theils aus ihrer Kugelgestalt gegenüber der Scheibenform der Blutkörperchen, die, wenn sich die Axe der Scheibe senkrecht zur Richtung des Stromes stellt, wie dies im Allgemeinen stattfindet, für die Bewegung die günstigste ist. 2) Die Veränderungen der mittleren Querschnittsgeschwindigkeit mit den Herzbewegungen ermittelte Vierordt durch ein Instrument, das er als Tachometer bezeichnete. Dasselbe besteht aus einem Kästchen von cubischer Form mit zwei in ungleicher Höhe sich gegenüber liegenden röhrenförmigen Ansatzstücken, die in die durchschnittenen Enden der Arterie eingebunden werden. In dem Kästchen befindet sich ein Pendel, der durch den Blutstrom in Bewegung gesetzt wird und seine Bewegung nach aussen auf einen Zeiger überträgt. Da die auf den Pendel ausgeübte Kraft mit der Geschwindigkeit des Blutstroms wächst, so kann nach dem Ausschlag des Zeigers die augenblickliche Geschwindigkeit bestimmt werden. Aus den Veränderungen des Ausschlags bei Systole und Diastole ergeben sich die Geschwindigkeitsschwankungen. 3) Die mittlere Geschwindigkeit zwischen zwei von einander entfernten Querschnitten bestimmte Hering, indem er die Lösung eines im Blute nicht vorkommenden leicht nachweisbaren Salzes (z. B. Blutlaugensalz) in ein Gefäss einspritzte und die Zeit untersuchte, bis zu welcher dasselbe sich in dem Blut eines andern Gefässes nachweisen liess. Dabei lässt sich jedoch die Länge des durchflossenen Weges kaum schätzungsweise bestimmen. Die Methode Herings ist daher vorzugsweise nur geeignet, um über die Dauer des ganzen Kreislaufs Aufschluss zu geben. Sie ist zu diesem Zweck von Vierordt weiter ausgebildet worden. Die oben angeführten Zahlen geben die Zeitdauer der Bewegung von der vena jugularis der einen bis zur vena jugularis der andern Seite. Das von Hering und von Lenz erhaltene Resultat, dass bei einem und demselben Thiere die Kreislaufsdauer und die Blutgeschwindigkeit abzunehmen pflegt, wenn man durch heftige Körperbewegungen oder durch Vagusdurchschneidung die Zahl der Herzpulse beschleunigt, hat auch Vierordt bestätigt. Es rührt dies nach Vierordt's Versuchen mit dem Tachometer davon her, dass nach der Vagusdurchschneidung die systolischen Zunahmen der Geschwindigkeit bedeutend vermindert sind. Von Hering und Vierordt sind noch Beobachtungsreihen über den Einfluss von Alter,

Geschlecht, Grösse u. s. w. auf die Kreislaufsdauer ausgeführt worden. Hiernach soll diese bei jüngeren Thieren erheblich (etwa um $^1/_4$) kürzer sein als bei älteren, bei weiblichen kürzer als bei männlichen. Sie soll ferner auch bei Thieren einer und derselben Gattung auffallend zunehmen mit der Körperlänge und dem Körpergewicht *).

§. 137. Innervation der Gefässe.

Die Muskelschichten der Arterien und Venen enthalten sympathische Nervenfäden, welche die Gefässmuskeln zur Contraction bringen und dadurch das Lumen der Gefässe verändern. Diese Veränderungen des Lumens durch Erregung der Gefässnerven sind am beträchtlichsten an den Arterien; sie sind meist, wie alle Verkürzungen glatter Muskelfasern, von sehr langsamem Verlauf. Während des Lebens sind sie häufig an einem raschen Wechsel in der Blutfülle der Organe zu erkennen (das Erblassen, die Schamröthe); zuweilen ist auch unmittelbar eine abwechselnde Zusammenziehung und Erweiterung der Gefässstämme zu beobachten (z. B., wie Schiff zuerst beobachtete, an den Ohrarterien des Kaninchens). Die Wirkung der Gefässmuskeln ist daher offenbar auf die Blutvertheilung von wichtigem Einfluss. Experimentell lässt dieser Einfluss der Innervation mittelst Durchschneidung oder Reizung der Gefässnerven sich nachweisen. Durchschneidung der Gefässnerven bewirkt allgemein Erweiterung der Gefässe. So beobachtet man nach Durchschneidnng des Trigenimus Erweiterung der Gefässe des Auges, nach Durchschneidung des Halssympathicus Erweiterung der Augen- und Ohrgefässe, u. s. f. Aus dieser Erweiterung nach der Durchschneidung schliesst man, dass die Gefässnerven während des Lebens in einer continuirlichen schwachen Erregung befindlich seien. Dagegen bewirkt Reizung der Gefässmuskeln eine Verengerung, die rasch vorüberzugehen pflegt und dann einer Erweiterung Platz macht. Nach Cl. Bernard kommt jedoch auch eine unmittelbare Erweiterung nach der Reizung vor; diese muss analog dem Einflusse des Vagus auf das Herz, als eine Hemmungswirkung aufgefasst und hiernach bei den Gefässnerven ein ähnlicher Antagonismus motorischer und bewegungshemmender Nervencentren wie beim Herzen angenommen werden.

In Folge der Ausdehnung des Lumens nimmt die Geschwindigkeit des Blutstroms ab und der Druck entsprechend zu. Es entsteht dadurch häufig in den kleinsten Gefässen eine Stockung (Stasis) des Blutstroms und in den unmittelbar vor diesen gelegenen etwas grösseren Gefässen

---

*) Hering, Zeitschr. für Physiologie von Tiedemann und Treviranus Bd. 3. E. H. Weber, Müllers Archiv 1838. Volkmann, Hämodynamik. Vierordt, die Erscheinungen und Gesetze der Stromgeschwindigkeit des Blutes, Frankfurt 1858.

in Folge des durch die Stockung bewirkten Widerstandes eine intermittirende Hin- und Herbewegung, die mit Systole und Diastole des Herzens zusammenfällt. Die Entwicklung der Stockung wird durch die körperlichen Elemente, die das Blut führt, begünstigt, da diese leicht bei einer Verlangsamung des Blutstroms sich anhäufen und an einander sowie an der Wandung adhäriren, während das Plasma abfliesst. Ebenso kann dadurch, dass die umgebenden Gewebe in Folge von Veränderungen in dem Chemismus ihrer Ernährung theils auf das Blut selbst theils auf die Wandungen der Gefässe verändernd einwirken, der Blutstrom in diesen zum Stillstande kommen. Diese Wirkung der umgebenden Gewebe, auf die Virchow zuerst aufmerksam gemacht hat, hängt mit der Bildung von Aussonderungen aus dem Blute (Exsudaten) innig zusammen. Sobald das Exsudat entsteht, wird der Process pathologisch, die Blutstasis geht in die Entzündung über.

Da die kleinsten, unmittelbar vor den Capillarbezirken liegenden Arterien relativ die dicksten Muskelschichten haben, so erfahren dieselben auch auf Reizung ihrer Nerven die beträchtlichsten Verengerungen oder Erweiterungen, erstere oft fast bis zum Verschwinden des Lumens. Die Verengerungen sind im Allgemeinen vorübergehender als die Erweiterungen, doch herrschen überhaupt in der Geschwindigkeit und Dauer dieser Lumenveränderungen beträchtliche Unterschiede.

Man erklärt die auf elektrische, chemische oder mechanische Reizung nach kurzdauernder Verengerung eintretende Erweiterung der Gefässe gewöhnlich aus einer Erschöpfung der Gefässnerven. Diese Erschöpfungshypothese genügt jedoch hier ebenso wenig wie beim Herzen; jedenfalls müsste zu ihrer Vervollständigung noch die Eigenschaft der Muskelhaut ihre Elasticität in Folge der Zusammenziehung zu vermindern, wodurch unter dem Einfluss des nämlichen Drucks die Wandung weiter als zuvor sich ausdehnt, herbeigezogen werden. Aber der Grad der Erweiterung ist oft von Anfang an so bedeutend, dass uns auch hier nur ein directer bewegungshemmender Nerveneinfluss annehmbar scheint, ein solcher muss vollends nothwendig in jenen Fällen angenommen werden, wo die Erweiterung unmittelbar der Reizung nachfolgt. Als ein Beispiel solcher Gefässerweiterung durch mechanischen Reiz führt Goltz an, dass die Gefässe, namentdie Venen, der Bauchhöhle eines Frosches sich erweitern und strotzend mit Blut füllen, wenn man auf die Bauchdecke des Thieres klopft; erst nach einiger Zeit erfolgt hier wieder Verengerung. Vielleicht ist die Gefässerweiterung, die man nach der Nervendurchschneidung wahrnimmt, nicht bloss auf ein Aufhören der continuirlichen Innervation (des Tonus) der Gefässe sondern ebenfalls auf einen solchen Antagonismus zurückzuführen. Mit der Annahme einer doppelten Innervation stimmt es überein, dass die Bahnen der Gefässnerven ähnlich auf zwei Centren der Innervation hinweisen, wie das Herz sie besitzt. Das eine dieser Centren liegt im Rückenmark oder verlängerten Mark, aber die von hier ausgehenden Nervenfäden verlaufen meistens mit den Strängen des Sympathicus. Das andere Centrum liegt wahrscheinlich immer in den sympathischen Ganglien. Ueber das verlängerte Mark hinauf lassen sich die Bahnen der Gefässnerven nicht verfolgen. Schiff, der die Existenz einer Hemmungsinnervation leugnet, nimmt ebenfalls

eine doppelte Innervation für die Gefässe an, von denen die eine auf die Kreismuskeln, die andere auf die Längsmuskeln derselben wirke: jene soll Verengerung, diese Erweiterung der Gefässe erzeugen *).

3. Veränderungen des Blutes auf seiner Bahn.

§. 138. Arterielles und venöses Blut.

Das aus den Lungen kommende Blut, welches in diesen der Einwirkung des atmosphärischen Sauerstoffs ausgesetzt war, und welches nun von der linken Herzkammer aus die sämmtlichen Körperorgane versorgt, ist eine Flüssigkeit von vollkommen gleichartiger Zusammensetzung. Man bezeichnet dieselbe als arterielles Blut. Das aus den sämmtlichen Körperorganen, mit Ausnahme der Lungen, zurückgekehrte Blut dagegen ist eine Flüssigkeit, deren Zusammensetzung wechselt nach dem Organ, von welchem sie stammt. Man bezeichnet sie als venöses Blut. Eine Vergleichung des arteriellen und venösen Blutes kann nur ausgeführt werden, indem man die Beschaffenheit des letzteren unmittelbar vor seiner Umwandlung in arterielles Blut zum Massstabe nimmt. Streng genommen lässt sich also nur das Blut des rechten Herzens, welches aus dem venösen Blut sämmtlicher Körperorgane gemischt ist, mit dem arteriellen Blute vergleichen, und das Blut einer der grösseren Venen, wie einer Hohlader oder der Jugularvene, kann immer nur dem gemischten Venenblute sich annähern. Wie aus der Vergleichung des gemischten Venenblutes im rechten Herzen mit dem Arterienblut die Blutmetamorphose in den Lungen, so ergibt sich aus der Vergleichung des arteriellen Blutes mit dem Venenblut eines einzelnen Körperorgans die Blutmetamorphose in diesem letzteren. Nur die Leber macht eine Ausnahme, da das in sie strömende Blut bereits Venenblut ist, hier also eine Blutumwandlung innerhalb des Venensystems vorliegt.

Unsere Aufgabe besteht somit 1) in der Feststellung der Unterschiede des arteriellen und des gemischten venösen Blutes (Blutumwandlung in den Lungen), 2) in der Untersuchung der einzelnen Arten des venösen Blutes im Vergleich mit dem arteriellen Blut (Blutumwandlung in den Körperorganen), 3) in der vergleichenden Untersuchung zweier besonderer Venenblutarten, des Blutes der Pfortader und der Lebervenen (Blutumwandlung in der Leber). Die Bezeichnungen „arteriell" und „venös" sind hierbei ausschliesslich vom System des grossen Kreislaufs hergenommen.

Das arterielle Blut ist von dem venösen Blute sogleich an sei-

*) Cl. Bernard, recherches sur le grand Sympathique, 1854, und gaz. méd. 1858. Schiff, Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystems, Frankfurt 1855, und Mittheilungen der naturforschenden Gesellschaft in Bern, 1856. Pflüger, allgem. med. Centralzeitung 1855 u. 56. Henle, rationelle Pathologie. Virchow, Handbuch der spec. Pathologie, Bd. 1. Goltz, Archiv f. path. Anatomie, Bd. 28 u. 29.

ner helleren Farbe zu unterscheiden; ausserdem ist nur das venöse Blut dichroitisch. Das arterielle Blut ist ferner nach Bernard im Mittel um 0,2° C. kälter als das venöse. In chemischer Beziehung unterscheidet sich das arterielle vom venösen Blut durch seinen Mehrgehalt an Wasser, Fibrin, Sauerstoff, Extractivstoffen, Zucker und Salzen und durch seinen Mindergehalt an Kohlensäure, Blutkörperchen und Harnstoff. Der Kohlensäuregehalt des arteriellen und venösen Blutes unterscheidet sich ausserdem nach Schöffer dadurch, dass das erstere relativ weniger chemisch gebundene Kohlensäure enthält als das letztere. Die Blutkörperchen des arteriellen Blutes enthalten verhältnissmässig mehr Wasser, Hämatin und Salze, dagegen weniger Globulin und Fett. An Albumin enthalten beide Blutarten annähernd gleiche Mengen, desshalb ist aber der Procentgehalt an Albumin im arteriellen Serum geringer, da das arterielle Blut reicher an Serum ist.

Die obigen Angaben, die grösstentheils von Lehmann herrühren, sind nicht als vollkommen sicher zu bezeichnen, da sie vergleichenden Analysen des Arterienblutes und des Blutes der Jugularvenen, nicht des rechten Herzens entnommen sind. Wie verschieden aber das Venenblut verschiedener Körperprovinzen sich verhält, geht z. B. daraus hervor, dass das Blut der ven. abdomin. ext., digitalis u. cephalica beim Pferde nicht ärmer, sondern reicher an Fibrin als das Arterienblut ist. Wir führen zur näheren Vergleichung der Zusammensetzung des arteriellen und venösen Blutes einige Mittelzahlen aus Lehmann's Analysen an. Es enthielt:

	das Arterienblut	das Venenblut	
Fibrin	0,57	0,49	proc. des Gesammtblutes
Albumin . . .	9,22	11,42	proc. des Serums
Extractivstoffe .	0,91	0,71	" " "
Fette	0,39	0,26	" " "
Salze	0,86	0,83	" " "

Der Wassergehalt betrug im Serum der art. temporalis 89,3, in dem der ven. jugularis 86,8 proc. Wiss fand bei vergleichender Untersuchung des Blutes der Nierenarterie und der Nierenvene vom Hunde: im ersteren 92,68 proc. Wasser und 7,34 feste Bestandtheile, im letzteren 92,25 proc. Wasser und 7,75 feste Bestandtheile, Fibrin enthielten beide Blutarten 0,15 proc. Harnstoff fand Picard im Blut der Nierenarterie 0,036, im Blute der Nierenvene 0,018 proc. Der geringere Blutkörperchengehalt des arteriellen Blutes ergibt sich nach Heidenhain auch aus seiner geringeren Färbekraft *).

Den Gehalt beider Blutarten an Gasen hat Schöffer bestimmt. (Vergl. die in §. 122 mitgetheilten Analysen.) Hiernach enthält das arterielle Blut im Mittel 5,5 Volumprocente Sauerstoff mehr und 4,6 Volumprocente Kohlensäure weniger als das venöse. Auch ist die Menge der gebundenen Kohlensäure im venösen Blute grösser als im arteriellen **). Ueber die Bedeutung dieser Unterschiede sowie der Unterschiede in der Zusammensetzung des arteriellen und venösen Blutes überhaupt vgl. die Physiologie der Athmung.

---

*) Lehmann, physiologische Chemie, Bd. 2. Wiss, Archiv f. path. Anatomie, Bd. 1. Picard, de la présence de l'urée dans le sang, Strasbourg 1856. Heidenhain, disquisitiones criticae, Halae 1857.

**) Schöffer, a. a. O.

§. 139. Veränderungen des Blutes in den Blutgefässdrüsen.

Zu der Classe der Blutgefässdrüsen rechnet man die Milz, Schilddrüse, Thymus, die Nebennieren und den Hirnanhang. Diese sämmtlichen Organe scheinen nach Bau und Function den Lymphdrüsen am nächsten verwandt zu sein; nachgewiesen ist dies jedoch nur für die Milz, deren physiologische Leistung in einer Neubildung von Lymphkörperchen und rothen Blutkörperchen besteht. Die Milz erzeugt diese Elemente nicht wie die Lymphdrüsen aus den blutbildenden Flüssigkeiten Chylus und Lymphe sondern aus dem Blute selbst.

Die Milz besteht aus einer festen fibrösen Hülle, von der aus zahlreiche sich verästelnde Fortsätze, die Milzbalken, das Innere des Organs durchziehen und eine weiche, roth gefärbte Substanz, die Milzpulpa, zwischen sich nehmen. In den Milzbalken, die gleich der fibrösen Hülle aus einem mit zahlreichen elastischen Fasern und zerstreuten Muskelfaserzellen untermengten Bindegewebe bestehen, verästeln sich die Verzweigungen der Milzarterie. Diese theilen sich spitzwinklig, ohne jemals zu anastomosiren, und zerfallen endlich in büschelförmige Endästchen (penicilli), die nicht mehr in das Parenchym verfolgt werden können (Fig. 49 a, p). Diesen Endästen der Milzarterie hängen seitlich

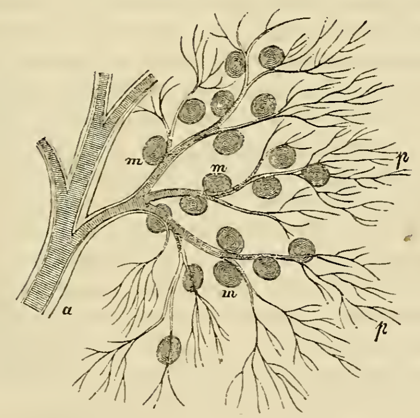


Fig. 49.

und besonders an den Theilungsstellen rundliche Knötchen an, die Milzbläschen oder Malpighi'schen Körperchen der Milz (m). Jedes Milzbläschen entspricht in seiner Structur einer elementaren Lymphdrüse (einem Lymphfollikel), es enthält wie diese zahlreiche Lymphkörperchen eingeschlossen und ist von einem feinen Capillarnetz durchsetzt (Fig. 31, S. 220), das aus der Arterie, auf welchem das Bläschen aufsitzt, hervorkommt und an der Peripherie kleine Zweige in das umgebende Parenchym abgibt. Die Wandung des Milzbläschens ist nach Billroth nur eine Ausbuchtung der Arterienscheide. Die Milzpulpa, die

von den Milzbalken umschlossen wird, bildet ein System communicirender Cavernen, das von den feinsten Ausläufern des Balkengerüstes und den letzten von diesen getragenen Ausläufern der Gefässe durchzogen ist. Die Bestandtheile der Pulpa sind Lymphkörperchen, von denen manche in Theilung, andere in Verfettung und Verfall begriffen sind, freie Kerne, Blutkörperchen, grössere Zellen, welche Blutkörperchen enthalten, ferner offenbare Uebergangsformen zwischen Lymph- und Blutkörperchen. Die feinen Capillarnetze der Milzbläschen und der Milzpulpa scheinen nur zum Theil direct in Venen überzugehen, während andere wahrscheinlich zunächst in grössere Venenräume, ähnlich wie in den Lymphdrüsen, münden. Die Milzpulpa ist wahrscheinlich als zusammengesetzt aus einer Menge solcher Räume zu betrachten, die durch die gröberen Ausläufer des Balkennetzes von einander getrennt und selbst wieder von einem sehr engen Fasernetz, dem eigentlichen Pulpagewebe, durchzogen sind. Die Lymphgefässe treten am sogenannten Hilus aus der Milz aus; zuführende Lymphgefässe enthält die Milz keine, worin sie sich wesentlich von den Lymphdrüsen unterscheidet. Der Ursprung der Lymphgefässe ist noch nicht sicher ermittelt, nach Analogie mit den Lymphdrüsen ist derselbe höchst wahrscheinlich in den Milzbläschen zu suchen.

Die Structur der Milz ist hinsichtlich vieler Punkte, namentlich aber was die Structur der Milzpulpa, die Wurzeln der Venen und der Lymphgefässe betrifft, noch nicht vollkommen aufgeklärt. Die wichtige Thatsache, dass die s. g. Milzbläschen sich anatomisch genau ebenso wie die solitären oder Peyer'schen Follikel verhalten, haben zuerst die Untersuchungen von Kölliker und von Gerlach bewiesen. Der Letztere schliesst zugleich aus dem Uebertreten von Injectionsmasse auf deren Zusammenhang mit den Lymphgefässanfängen; dass die Arterienzweige unmittelbar in die Milzbläschen übergehen und dass aus dem Capillarnetz der letzteren wieder Zweige in die Pulpa austreten, hat Billroth nachgewiesen. Die Milzpulpa besteht nach den Darstellungen von Hlasek und Gray, denen sich Andere anschlossen, nur aus venösen Räumen, in welche die Capillargefässe übergehen, und aus welchen die Venenwurzeln entspringen. Dagegen zeigte Billroth, dass diese Venenräume noch einmal von einem Fasergerüste durchzogen sind, welches dann auch die Wandung der Venenwurzeln bilde, so dass diese ohne scharfe Grenze in der Pulpa beginnen.

Ueber die Existenz der Muskelfaserzellen in dem Balkennetz und der fibrösen Hülle der Milz wurde vielfach gestritten. Von Kölliker und neuerdings von Grohe sind glatte Muskelfasern in der Milz vieler Thiere (wie der Schweine, Hunde, Katzen u. s. w.) nachgewiesen, dagegen ihr Vorkommen in der menschlichen Milz bezweifelt worden, während Ecker u. A. dies behaupteten. Nach Billroth sind vielfach spindelförmige Bindegewebszellen für Muskelzellen gehalten worden, doch sollen nach ihm solche immerhin in sehr sparsamer Menge auch in der menschlichen Milz vorkommen. Eine Zusammenziehung der Milz durch elektrische Reizung konnte in den Beobachtungen Henle's an Hingerichteten beim Menschen ebenfalls nicht sicher nachgewiesen werden, während sich, wie zuerst R. Wagner beobachtete, die Milz vieler Thiere in Folge mechani-

scher oder elektrischer Reize sehr deutlich contrahirt. Die oft rasch geschehenden Volumänderungen der Milz rühren wahrscheinlich theils von der veränderlichen Blutfülle theils von der wechselnden Füllung der Milzbläschen her. Die letzteren werden auch in der Milz Verstorbener von sehr verschiedenem Durchmesser angetroffen, sie collabiren wahrscheinlich rasch nach dem Tode, in der Milz der Thiere lassen sie sich in ihrer normalen Füllung erhalten, wenn man die Blut- und Lymphgefässe zuvor unterbunden hat *).

Die Functionen der Milz lassen sich erschliessen 1) aus den morphologischen und chemischen Producten, die sich in ihr vorfinden, und 2) aus den Veränderungen, die das Blut auf seiner Bahn durch dieses Organ erfährt. Die oben aufgezählten morphologischen Elemente der Milzbläschen und der Milzpulpa sind theils Producte der Neubildung, so die neu entstandenen Lymph- und Blutkörperchen, theils Producte der Zersetzung, so die zerfallenden Lymph- und Blutkörperchen, die blutkörperhaltigen Zellen und die freien Kerne. Die Function der Milz als Bildungsorgan der Blutelemente ergibt sich aus dem auffallenden Reichthum der Milzlymphe an rothen Blutkörperchen, die hier wahrscheinlich, wie in der Lymphe überhaupt, durch Metamorphose der Lymphkörperchen entstanden sind. Die chemische Analyse weist dagegen in der Milzpulpa vorwiegend Producte der Zersetzung nach: so Harnsäure, Butter-, Essig- und Ameisensäure, Cholestearin, Hypoxanthin, Sarkosin, Leucin, Inosit. Anderseits deutet aber auch das Vorkommen eines von Scherer nachgewiesenen eisenreichen Eiweisskörpers sowie der Reichthum an Phosphorsäure und Eisenoxyd (neben einem sehr geringen Gehalt an Chlor) die Beziehung des Pulpasaftes zur Neudildung von Blutkörperchen an.

Die Veränderungen des Blutes auf seiner Bahn durch die Milz bestehen, wie sich aus der Vergleichung der Milzarterien- und des Milzvenenblutes ergibt, 1) in einer bedeutenden Zunahme des Gehaltes an Lymphkörperchen; während das Verhältniss der farblosen zu den farbigen Körperchen im Milzarterienblut etwa 1 : 2000 ist, steigt dasselbe im Milzvenenblut nach Hirt mindestens auf 1:70, kann aber, namentlich bei abnormen Vergrösserungen der Milz, auch noch viel beträchtlicher zunehmen; 2) in einer Zunahme des Faserstoffs und des Wassers, so fand Gray beim Pferde, während der Gehalt des Aortenblutes an Faserstoff 0,22, an Wasser 78,9 proc. betrug, im Blut der Milzvene 0,65 proc. Faserstoff und 83,0 proc. Wasser; die Zu-

*) Ecker, Art. Blutgefässdrüsen, im Handwörterb. der Physiologie, Bd. 4. Kölliker, mikroskop. Anatomie, Bd. 2, 2. Gerlach, Gewebelehre und Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 7. Hlasek, disquisitiones de structura lienis, Dorpati 1852. Gray, on the structure and the use of the spleen, London 1854. Billroth, Müllers Archiv 1857 und Virchows Archiv, Bd. 20. Grohe, ebend. Henle, Zeitschr. f. rat. Med., n. F. Bd. 2. R. Wagner, Göttinger Nachrichten, 1849.

sammensetzung des Serums allein bleibt jedoch ungeändert, daher die Zunahme des Wassergehaltes wahrscheinlich auf eine Verminderung der Blutkörperchen zu beziehen ist. Abgesehen von diesen Abweichungen der beiden Blutarten hinsichtlich der Mengenverhältnisse ihrer wichtigsten Bestandtheile gibt sich die Blutmetamorphose in der Milz auch in der veränderten Beschaffenheit der rothen Blutkörperchen kund. Diese sind im Milzvenenblut kleiner, von hellerer Farbe als im Milzarterienblut, und ihr Inhalt ist in hohem Grade zur Krystallisation geneigt.

Der grössere Reichthum des Milzvenenblutes an farblosen Zellen, an Wasser und Faserstoff, die geringere Menge und veränderte Beschaffenheit der rothen Blutkörperchen liefern den Beweis, dass in der Milz ebensowohl eine Ausscheidung wie eine Neubildung von Blutbestandtheilen stattfindet. Die ausgeschiedenen Bestandtheile erfahren zum Theil eine Rückbildung zum Theil eine Verwendung bei der Neubildung. Die Rückbildung in der Milz geht zweifellos aus der Untersuchung des Milzsaftes hervor; und die Verwendung der alternden Blutbestandtheile bei der in der Milz stattfindenden Neubildung muss daraus erschlossen werden, dass das Milzvenenblut wie die Milzlymphe in dem Blute der Milzarterie ihre ausschliessliche Quelle haben. Wir müssen hiernach die aus dem Zerfall der Bestandtheile, namentlich der Körperchen, des Milzarterienblutes hervorgehende Neubildung von Lymphkörperchen und rothen Blutkörperchen als die wesentliche Function der Milz betrachten. Diese Schlussfolgerung findet darin eine Bestätigung, dass nach der Exstirpation der Milz, die übrigens meistens ohne bleibende Störung ertragen wird, häufig die Lymphdrüsen anschwellen. Wie durch den Bau der Milz ihre Function ermöglicht wird, lässt sich noch nicht mit Sicherheit durchschauen; wahrscheinlich aber ist hierbei namentlich die Geschwindigkeitsveränderung und selbst Stockung des Blutstroms, wie sie bei der starken Erweiterung des Strombetts in den Milzalveolen eintreten muss, von Bedeutung.

Früher standen sich zwei Ansichten über die Function der Milz schroff gegenüber. Die Einen betrachteten nach dem Vorgang von Kölliker und Ecker die Milz als ein Organ der Rückbildung, der Blutkörperchenzerstörung, Andere, wie Gerlach und Funke, sahen in ihr eine Stätte der Neubildung von Blut- und Lymphkörperchen. Die erste Ansicht stützte sich namentlich auf das Vorkommen der blutkörperhaltigen Zellen. In diesen Gebilden, die von Kölliker und Hasse zuerst in der Milzpulpa aufgefunden wurden, erfahren die Blutkörperchen häufig eine sichtliche Rückbildung, Kölliker und Ecker betrachteten daher dieselben als secundäre Umhüllungszellen von Blutkörperchen, welche die Rückbildung der letzteren veranlassen. Gerlach sah dagegen in ihnen wahre Mutterzellen, die von ihnen umschlossenen Blutkörperchen betrachtete er als deren endogene Brut; ebenso wies er auf die Entstehung von Lymphkörperchen in der Milz sowie auf das Vorkommen zahlreicher Uebergangsformen zwischen Lymph- und Blutkörperchen in der Milzpulpa und im Milzvenenblut hin.

Nach dem gegenwärtigen Stand der Erfahrungen liegt das Richtige in der Mitte zwischen beiden Ansichten: die Milz ist gleichzeitig Organ der Rück- und Neubildung. Ausser durch die mikroskopische Untersuchung und die chemische Analyse des Milzsaftes wird dies namentlich auch durch die von Béclard, Funke und Gray ermittelten Verschiedenheiten zwischen dem Arterien- und Venenblut der Milz erwiesen. Den blutkörperhaltigen Zellen jedoch scheint überhaupt weder nach der einen noch der andern Seite eine besondere Bedeutung zuzukommen, und rücksichtlich der Entstehung derselben scheint die Ansicht Virchow's, wonach Blutkörperchen zufällig in fertige Zellen hineingerathen, am meisten für sich zu haben; ein solches Eindringen dürfte namentlich aus der Stagnation des Blutes in der Milzpulpa sich erklären lassen, da auch sonst in stagnirendem Blute, z. B. in pathologischen Blutextravasaten, ähnliche Bildungen auftreten *).

Die Function der übrigen Blutgefässdrüsen, nämlich der Thymus, Schilddrüse, der Nebennieren und des Hirnanhangs, ist noch weit mehr in Dunkel gehüllt als diejenige der Milz. Höchst wahrscheinlich aber sind diese Drüsen, ähnlich wie die Milz, als Organe zu betrachten, in welchen die alternden Blutbestandtheile sich verjüngen, in welchen namentlich eine Neubildung von Lymphkörperchen stattfindet. Doch kann man diese Function bis jetzt grossentheils nur aus einer gewissen Uebereinstimmung in der Structur vermuthen. Alle diese Drüsen sind nämlich Aggregate von Follikeln. In der Anordnung der Follikel finden sich jedoch eigenthümliche Verschiedenheiten. Die Schilddrüse besteht aus Gruppen vollkommen geschlossener in ein Bindegewebsstroma gehüllter Bläschen, die an ihrer Innenwand ein Epithel tragen und mit einer klaren, mucinhaltigen Flüssigkeit gefüllt sind; das Epithel fällt zuweilen ab und füllt dann zum Theil den Inhalt des Bläschens aus; oft vergrössern sich die Bläschen beträchtlich unter Bildung sogenannter Colloidsubstanz. Die Follikel der Thymus haben die grösste Aehnlichkeit mit Peyer'schen Follikeln, unterscheiden sich aber dadurch, dass sie nach Art einer beerenförmigen Drüse gruppirt sind, deren einzelne Acini sämmtlich in einen Axenkanal münden, dieser letztere selbst aber ist geschlossen. Im Innern der Follikel finden sich, wie in den Follikeln des Darms, feine Capillarverzweigungen, ausserdem freie Kerne, Zellen, in Fettmetamorphose begriffene Zellen, letztere namentlich in der sich rückbildenden Thymus der Erwachsenen. Häufig sind mehrere Zellen von concentrischen Schichten umkapselt und bilden dadurch eigenthümliche grössere Körperchen.

Von den Nebennieren ist nur die aus geschlossenen Follikeln be-

*) Scherer, Verhandlungen der Würzburger Gesellschaft, Bd. 2. Kölliker, Ecker, Gerlach, Gray a. a. O. Béclard, gaz. méd. 1848. Funke, Zeitschr. f. rat. Med., n. F. Bd. I. Ueber Exstirpation der Milz s. Führer und Ludwig, Archiv f. phys. Heilk. 1855, und Eberhard, Beitr. zur Morphol. u. Function der Milz, Erlangen 1855.

stehende Rindensubstanz hierher zu rechnen, die Markmasse enthält bloss Zellen und zahlreiche Nerven, sie wird darum für ein zum Nervensystem gehöriges Organ gehalten. Eine der Rindensubstanz der Nebennieren verwandte Structur besitzt der Hirnanhang.

Alles was man über die Function der aufgeführten Organe vermuthen kann, ist aus ihrer Structur geschöpft. Eine Bestätigung durch Untersuchung der ein- und ausfliessenden Ernährungsflüssigkeiten ist noch nicht möglich gewesen; Lymphgefässe sind sogar bei den meisten dieser Organe gar nicht nachgewiesen. Auch die Exstirpation hat wenig Resultate ergeben, da der durch die Operation gesetzte Eingriff immer meist die durch den Verlust des Organs gesetzte Störung überwiegt. Aus diesem Grunde ist z. B. die Behauptung Brown-Séquards, die Nebennieren seien ein zum Leben unentbehrliches Organ, völlig unsicher. Nach Friedleben führt nur gleichzeitige Exstirpation von Milz und Thymus zum Tod durch Erschöpfung, während jedes dieser Organe allein ohne bleibenden Nachtheil hinwegfallen kann. Die Exstirpation der Thymus speciell soll eine gesteigerte Nahrungsaufnahme und Blutbildung und eine verminderte Kohlensäureausscheidung nach sich ziehen. Damit dass die angeführten Drüsen der Milz functionell verwandt sind, stimmt auch die Aehnlichkeit in der chemischen Zusammensetzung des aus ihnen gewonnenen Saftes. Man hat in diesem meistens wie in dem Milzsaft Leucin, Sarkosin, Xanthin, Milchsäure, flüchtige Fettsäuren u. s. w. gefunden *).

§. 140. Veränderungen des Blutes in der Leber.

Die Veränderungen des Blutes in der Leber bestehen 1) in der Bildung einer Reihe theils stickstoffhaltiger, theils stickstofffreier Zersetzungsproducte aus den Bestandtheilen des in sie einströmenden Blutes, und zwar höchst wahrscheinlich aus den Eiweisskörpern desselben, 2) in der Bildung einer grossen Anzahl von Lymphkörperchen und von rothen Blutkörperchen. Hiernach ist die Leber, wie die Milz, sowohl Rückbildungs- als Neubildungsorgan. Die morphologischen Elemente des in sie einströmenden Blutes werden zersetzt und unter Abscheidung von Zersetzungsproducten neue morphologische Elemente gebildet. Die chemischen Mittelpunkte dieser Thätigkeit sind die Leberzellen. In ihnen häufen sich zunächst die Stoffe an, die in der Leber gebildet werden, um sodann entweder in die ausführenden Gallenkanäle oder in die ausführenden Blutgefässe überzutreten. Die in der Leber geschehende Blutmetamorphose kann daher theils aus der Untersuchung der Lebersubstanz und ihres Secretes, theils aus der vergleichenden Untersuchung des in sie ein- und aus ihr ausströmenden Blutes erschlossen werden.

---

*) Ecker, a. O. Friedleben, die Physiologie der Thymusdrüse, Frankfurt 1858. von Gorup-Besanez, Annalen der Chemie, Bd. 89 u. 98. Frerichs und Städeler, ebend. Bd. 89. Scherer, ebend. Bd. 107.

Die stickstofffreien Producte, welche von den Leberzellen erzeugt werden, sind glykogene Substanz und Traubenzucker, Milchsäure, Inosit, Cholestearin und Fette; als stickstoffhaltige Producte entstehen in denselben die Gallensäuren, die Gallenfarbstoffe, Spuren von Harnsäure, Leucin, Tyrosin, Sarkosin und zuweilen Cystin. Von diesen Stoffen bilden sich die vier letztgenannten nur abnorm in grösserer Menge, sie ersetzen dann die Ausscheidung der Gallensäuren, die in diesen Fällen bedeutend verringert ist. Ihrer Menge nach überwiegen unter normalen Verhältnissen der Traubenzucker nebst glykogener Substanz und die Gallenstoffe alle übrigen Producte. Fast die gesammte Quantität der in den Leberzellen zersetzt werdenden Blutbestandtheile spaltet sich also in Zucker und Galle. Der erstere geht in das aus der Leber ausströmende Blut über, die letztere wird in die Gallenkanäle und aus diesen in den Darm ergossen. Da jedoch das Lebervenenblut lebender Thiere nach Pavy nur sehr wenig Zucker zu enthalten pflegt, so wäre es möglich, dass gewöhnlich der grösste Theil des Glykogens nicht in Zucker übergeht, sondern in der Leber anderweitig metamorphosirt wird.

Die glykogene Substanz (das Leberamylum) findet sich in der Leber als ein in Wasser löslicher Stoff; eine kleine Menge scheint auch in unlöslicher Modification vorzukommen. Sie wandelt sich in der Leber von selbst, namentlich nach dem Tode und bei erhöhter Temperatur, durch ein in der Leber enthaltenes Ferment allmälig in Zucker um, dasselbe kann durch alle diejenigen Agentien geschehen, die Stärke in Zucker überführen (z. B. Mineralsäuren, Mund- und Bauchspeichel). Der Traubenzucker findet sich in der normalen Leber des lebenden Thiers nur in sehr geringen Quantitäten; nach dem Tode nimmt seine Menge zu, indem sich glykogene Substanz in ihn umwandelt. Die Gesammtmenge von Zucker und zuckerbildender Substanz, die in der Leber sich findet, schwankt im normalen Zustand ungefähr zwischen $^1/_2$ und $2^1/_2$ proc. der ganzen Lebermasse. Sie ist abhängig von der Nahrung: bei amylum- oder zuckerreicher Nahrung ist sie am grössten, sie sinkt beträchtlich bei blosser Darreichung von Fett und Fleisch, sowie beim Hungern, im letztern Fall kann der Zucker sogar ganz aus der Leber verschwinden. Nach der Aufnahme der Nahrung steigt sehr bald der Glykogengehalt, erreicht nach einigen Stunden sein Maximum und nimmt dann wieder ab. Sobald der Gehalt der Leber an Glykogen und Zucker erheblich zunimmt, so geht eine grössere Menge Zucker zunächst in das Blut und dann in den Harn über und lässt sich in diesem nachweisen (Zuckerharnruhr, Diabetes). Die Bildung von glykogener Substanz in der Leber findet nach Pavy in besonders reichlicher Menge bei amylumreicher Nahrung statt, so dass selbst das Lebergewicht dadurch bedeutend vermehrt wird.

In eigenthümlicher Weise ist der Glykogen- und Zuckergehalt der

Leber von dem Zustande des Nervensystems abhängig. Die Verletzung eines bestimmten Punktes in der Mittelfurche der vierten Hirnhöhle (zwischen dem Ursprung des n. vagus und n. acusticus) vermehrt, wie Bernard entdeckt hat, das Auftreten des Zuckers im Harn sehr beträchtlich. Erst Schiff hat aber den Nachweis geliefert, dass diese vermehrte Zuckerausscheidung ausschliesslich von der vergrösserten Zuckerbildung in der Leber herrührt, indem er zeigte, dass das Auftreten des Zuckers ein Ende nimmt, sobald der Leber durch Unterbindung der Gefässe die Blutzufuhr entzogen wird. Denselben Erfolg wie die Bernard'sche Operation (der Diabetesstich) hat nach Graefe und Hensen die Durchschneidung der nervi splanchnici, nach Bernard die Reizung des centralen Stumpfes vom durchschnittenen n. vagus und nach Schiff und Moos die Reizung des Rückenmarks. Dagegen bewirkt, wie ebenfalls Bernard zuerst gefunden hat, die Durchschneidung des Rückenmarks, sowie die Durchschneidung der nervi vagi, Verschwinden oder wenigstens Verminderung des Leberzuckers, und zwar soll bei der Durchschneidung der Vagi nur der Zucker, bei der Durchschneidung des Rückenmarks mit dem Zucker zugleich das Glykogen verschwinden, wenn dieselbe oberhalb der Halsanschwellung geschieht, während das Glykogen erhalten bleibe, wenn unterhalb der Halsanschwellung durchschnitten wurde. Nach diesen Beobachtungen muss angenommen werden, dass die Nerven, von welchen die vermehrte Zuckerbildung in der Leber abhängig ist, vom Boden der vierten Hirnhöhle entspringen, dass dieselben sodann im Rückenmark verlaufen und von diesem aus durch die nervi splanchnici zum plexus coeliacus gelangen, von welchem zahlreiche Zweige zur Leber treten. Ob aber die Zuckerbildung auf einer Lähmung oder auf einer Erregung jenes Centralpunktes der Innervation und der von ihm ausgehenden Nerven beruht, oder ob sie je nach Umständen aus beiden hervorgehen kann, lässt sich nach dem bisherigen Stand der Thatsachen nicht entscheiden. Ebenso ist es noch ungewiss, ob die Nerven vermittelst des Einflusses auf die Gefässe oder, nach Analogie mit der Innervation der Speicheldrüsen, durch directen Einfluss auf die secernirenden Elemente wirken.

Bernard wurde zu dem Experiment des Diabetesstichs durch die Absicht geführt, den Einfluss der Vagusursprünge auf die zuvor von ihm entdeckte Zuckerbildung in der Leber zu untersuchen. Er hatte beobachtet, dass die Durchschneidung der Vagi die Zuckerbildung hemmt, und wollte daher den Einfluss, welchen die Reizung der Vagusursprünge hat, erforschen. Gegen den hieraus gezogenen bestätigenden Schluss wurde jedoch zuerst von Schrader geltend gemacht, dass die wirksame Verletzungsstelle am Boden der vierten Hirnhöhle gar nicht die Ursprungsstelle des Vagus ist, und dass auch nach Durchschneidung dieses Nerven jene Verletzung noch wirksam ist. Bernard hat dies später selbst bestätigt, und es wurde hiernach überhaupt zweifelhaft, ob der Vagus von directem Einfluss auf die zuckerbildende Function der Leber sei. So leiteten Schiff und Moos diesen Einfluss nur von dem in Folge der Vagusdurchschnei-

dung gesetzten Allgemeinleiden ab. Der Letztere führt hierfür an, dass nach Zuschnürung der Luftröhre und andern Hindernissen der Athmung eine ähnliche Hemmung der zuckerbildenden Thätigkeit eintrete. Ob diese Ansicht die richtige ist, oder ob sich vielleicht für die Innervation der Leber ein ähnlicher Nervenantagonismus zwischen Vagus und Sympathicus noch herausstellt wie für die Innervation des Herzens, muss die Zukunft entscheiden. Nach Bernard soll übrigens Durchschneidung der Vagi unterhalb der Brusthöhle keinen Einfluss auf die Leber mehr haben. Jedenfalls haben wir bis jetzt in den sich zur Leber begebenden sympathischen Fäden die hauptsächlich die Secretion dieses Organs bestimmenden Nerven zu vermuthen. Dafür, dass es die Reizung dieser Nerven ist, welche die Zuckerbildung erhöht, führt Schiff die kurze Dauer des Diabetes nach der Bernard'schen Operation, sowie die auch von Moos bestätigte Thatsache an, dass Reizung des Rückenmarks mit Inductionsströmen oder durch Strychnintetanus gleichfalls Diabetes erzeugt; hiernach muss zugleich angenommen werden, dass die betreffenden Nervenfäden im Rückenmark verlaufen. Umgekehrt kann jedoch für die Ansicht, die erhöhte Zuckerbildung sei durch eine Nervenlähmung bedingt, angeführt werden, dass nach Graefe und Hensen nach Durchschneidung der nervi sphanchnici Diabetes entsteht.

Ueber die Ursachen der erhöhten Zuckerbildung besitzen wir noch keine irgend befriedigende Theorie. Bernard nahm an, dass durch die Drüsenthätigkeit der Leber glykogene Substanz gebildet und dass dann diese durch ein in dem Blute enthaltenes Ferment umgewandelt werde. Die Verletzung des verl. Marks soll nach Bernard durch Nerven, die im Rückenmark verlaufen, den Leberkreislauf beschleunigen und so eine vermehrte Zuckerbildung bedingen. Dagegen leitet Schiff den Diabetes von einer Hyperämie der Leber ab. Diese Hyperämie soll hier, wie in allen Gefässen (vergl. §. 137), entweder durch eine Reizung der Längsmuskelfasern oder durch eine Lähmung der Quermuskelfasern der Gefässe zu Stande kommen. Schiff unterscheidet daher einen Erregungsdiabetes und einen Lähmungsdiabetes. Ersterer ist der gewöhnliche; den letzteren erhält man nach Schiff nur, wenn man das Mark im Bereich der unteren Halswirbel oder der oberen Brustwirbel zerstört und die Thiere durch besondere Vorsichtsmassregeln (besonders den Aufenthalt in höherer Temperatur zur Vermeidung der in Folge der Rückenmarksverletzung eintretenden Wärmeverluste) am Leben erhält. Der Lähmungsdiabetes soll sich vom Erregungsdiabetes namentlich durch seine längere Dauer unterscheiden. Uns scheinen alle Thatsachen auf eine so verwickelte Nervenwirkung hier hinzudeuten, dass jeder Erklärungsversuch bis jetzt noch als gewagt bezeichnet werden muss *).

Die neuesten Versuche von Pavy haben den Beweis geliefert, dass eine Zuckerbildung aus glykogener Substanz in der Leber im normalen Zustand nur in sehr unerheblicher Menge stattfindet. Pavy fand nämlich in dem während des Lebens mittelst eines Katheters aus dem rechten Herzen entnommenen Blute nur Spuren von Zucker; er beobachtete ferner, dass eine unmittelbar nach dem Tode in eine Kältemischung gebrachte und dann rasch mit siedendem Wasser

---

*) Bernard, leçons de physiologie, Paris 1855. Hensen, Verhandl. der phys.-med. Ges. in Würzburg, Bd. 7. Moos, Archiv f. wissensch. Heilk. Bd. 4. Schiff, Untersuchungen über die Zuckerbildung in der Leber, Würzburg 1859.

extrahirte Leber viel glykogene Substanz, aber sehr wenig Zucker an das Wasser abgab. Hieraus schliesst Pavy, dass der bedeutende Zuckergehalt der Leber sowie des Lebervenenblutes eine Leichenerscheinung sei, wahrscheinlich bedingt durch ein nicht in der Leber, sondern im Blute enthaltendes Ferment, welches jedoch erst bei Stauung des Blutes in der Leber das Glykogen in grösserer Menge in Zucker überführe, dagegen unter normalen Verhältnissen nur Spuren von Zucker aus der Leber mitnehme. Pavy fand diese Vermuthung dadurch bestätigt, dass Injection von glykogener Substanz in das Blut Diabetes erzeugte. Diese Versuche legen zugleich die Frage nahe, ob nicht die glykogene Substanz der Leber noch eine andere Metamorphose ausser der Zuckerumwandlung erfahre. Pavy stellt die Hypothese auf, dass dieselbe in Fett übergehe und als solches durch die Galle ausgeschieden werde *).

Die Gallenstoffe werden gleich dem Zucker durch die Drüsenthätigkeit der Leber erzeugt. Nach Exstirpation der Leber können sie daher nach den Versuchen Kunde's und Moleschott's an Fröschen nicht im Blute nachgewiesen werden. Ueber ihre Menge, Zusammensetzung und Absonderung vergl. §. 97 S. 205. Das in die Leber einströmende Blut und das aus ihr ausströmende Blut zeigen beträchtliche chemische und morphologische Unterschiede. Da die überwiegende Menge des einströmenden Blutes der Pfortader, nur ein kleiner Theil der Leberarterie angehört, welcher letztere mit dem sonstigen arteriellen Blut übereinstimmt, so sind hier vorzugsweise nur die Unterschiede des Pfortader- und des Lebervenenblutes in Betracht zu ziehen. Das Pfortaderblut ist, wie durch die Analysen von Lehmann und C. Schmidt festgestellt ist, reicher an Wasser, Hämatin, Albumin, Fibrin, Salzen und Fetten als das Lebervenenblut, dieses führt dagegen mehr Blutkörperchen, Lymphkörperchen, Extractivstoffe und Zucker. Diese Unterschiede sind besonders merklich in Bezug auf den Zucker und das Fibrin. Der Zucker, der im Pfortaderblut höchstens in Spuren nachzuweisen ist, kommt im Lebervenenblut in reichlicher Menge vor; dies gilt jedoch in minder hohem Grade für das Blut der normalen Leber des lebenden Thieres (s. oben). Das Fibrin fehlt dagegen in der Lebervene völlig, während es in der Pfortader zugegen ist. Lymphkörperchen kommen in der Pfortader nach Hirt 1 auf 524, in der Lebervene 1 auf 136 rothe Blutkörperchen. Da in der Lebervene mehr Blutkörperchen als in der Pfortader sich befinden, aber weniger Hämatin, so folgt, dass die Körperchen des Lebervenenblutes beträchtlich hämatinärmer sind. Ausserdem unterscheiden sich beide schon durch ihr Aussehen. Die Blutkörperchen der Lebervene sind kleiner, mehr sphärisch als diejenigen der Pfortader und imbibiren weniger leicht Wasser.

Nach der Methode von C. Schmidt fand Lehmann im Pfortaderblut mit Fleisch gefütterter Hunde 44—45 proc., im Lebervenenblut 64—74 proc feuchter

*) Pavy, researches on the nature and tratement of diabetes, London 1862.

Blutzellen. Im Pfortaderblut von Pferden fand derselbe Beobachter 25—60, im Lebervenenblut 57—77 proc. In 100 Theilen Serum von Pferdeblut war

	in der Pfortader	in der Lebervene
Albumin	8,19	7,13
Fett	0,36	0,26
Extractivstoffe, Salze	1,45	2,59.

Die in der letzten Reihe für das Lebervenenblut höhere Zahl rührt von dem unter die Extractivstoffe gerechneten Zucker her, dessen Menge nach Lehmann und Schmidt in diesem Blut zwischen 0,5 und 0,9 proc. schwankt. Der Wassergehalt des Pfortader- und Lebervenenblutes war beim Pferde 92 und 89 proc., der Salzgehalt 7,8, und 7 proc.

Da die Galle und das Lebervenenblut beide aus dem Blute der Pfortader und der Leberarterie herstammen, und da von letzterem nur ein fast verschwindender Bruchtheil zur Bildung der in die Lymphgefässe der Leber übertretenden Lymphe verwendet wird, so muss in Galle und Lebervenenblut fast Alles, was Pfortader und Leberarterie an Stoffen zugeführt haben, wieder enthalten sein, diese Stoffe erscheinen aber, wie sich aus dem Obigen ergibt, zum Theil in veränderter Form. Die Galle entzieht dem einströmenden Blut einen Theil des Wassers, daher das ausfliessende Blut wasserärmer geworden ist. Zur Bildung des Gallenfarbstoffes wird ein Theil des Hämatins verwendet, daher die Blutkörperchen der Lebervene ärmer an Hämatin sind. Neugebildete Lymph- und Blutkörperchen verlassen die Leber, ein Theil der eintretenden Blutkörperchen muss daher aufgelöst und zur Bildung jener neuen Blutelemente verwendet werden. Bei dieser Neubildung von Blutelementen entstehen aber, ähnlich wie in den Blutgefässdrüsen, stickstoffhaltige und stickstofffreie Zersetzungsprodukte. An der Erzeugung der letzteren wird sich ausserdem das Albumin, Fibrin und Fett des einströmenden Blutes betheiligen. Hiernach sind höchst wahrscheinlich sowohl die zusammengesetzten Gallensäuren als der Zucker und die glykogene Substanz als Umsetzungsproducte theils der Albuminate, theils der Fette des einströmenden Blutes zu betrachten. Aus den Albuminaten müssen die stickstoff- und schwefelhaltigen Bestandtheile der Galle (Glycin, Taurin) sich bilden, aus den Fetten scheint deren stickstofffreier Paarling (die Cholsäure) hervorzugehen. Da auch bei blosser Darreichung von Fett und Fleisch die zuckerbildende Thätigkeit der Leber nicht aufhört, und da jene stickstoffhaltigen Paarlinge der Gallensäuren weit reicher an Stickstoff sind als die Albuminate, so ist es wahrscheinlich, dass Glykogen und Zucker als die stickstofffreien Spaltungsproducte aus der Zersetzung der Albuminate hervorgehen. Der Ueberschuss von Zucker, der bei der Darreichung amylum- und zuckerhaltiger Nahrung in der Leber gefunden wird, muss offenbar aus einem unmittelbaren Uebergehen aus dem eintretenden Blute erklärt werden. Da die Lebervenen eine um die Quantität der abgesonderten Galle geringere Blutmenge als Pfortader und Leberarterie enthalten, aller Zucker aber unter normalen Verhältnissen in die

Lebervenen sich sammelt, so kann hierdurch schon der Zuckergehalt des ausströmenden Blutes beträchtlich concentrirter als der des einströmenden werden.

Sowohl für die Zuckerbildung wie für die Gallenabsonderung bietet das Blut der Pfortader jedenfalls das hauptsächlichste, wenn nicht das ausschliessliche Material, während die Leberarterie gänzlich oder jedenfalls fast gänzlich zur Ernährung des Lebergewebes verwendet wird.

Lehmann stellte, gestützt auf einige übereinstimmende Zersetzungsproducte (besonders flüchtige Fettsäuren), die Ansicht auf, die Cholsäure sei eine mit einem Kohlehydrat gepaarte Oelsäure ($C^{18} H^{39} O^9 = C^{36} H^{33} O^3 + C^{12} H^6 O^6$), und bloss Glycin und Taurin stammten von den Albuminaten her, letzteres unter Betheiligung des schwefelreichen Fibrin. Für die Abstammung des Zuckers aus den Albuminaten lässt sich anführen, dass bei Fleischfressern die ganze Menge erzeugten Zuckers auf gar keinen andern Ursprung zurückgeführt werden kann. Hierdurch wird auch die Hypothese von Pavy unhaltbar, welcher alles Glykogen aus dem Amylum der Nahrung ableitet und sich dabei auf die Thatsache stützt, dass der Glykogengehalt bei Amylumfütterung zunimmt. Letzteres spricht selbstverständlich nur dafür, dass das Glykogen zum Theil direct aus dem aufgenommenen Amylum stammen kann. Anderseits ist aber auch die Vermuthung von Schiff, welcher den durch die Thätigkeit der Muskeln gebildeten Inosit in der Leber in gährungsfähiges Glykogen übergehen läst, sehr zweifelhaft, und es scheint viel wahrscheinlicher, dass das Glykogen in der Leber ähnlich wie der Inosit in den Muskeln, durch eine Zersetzung und Spaltung von Albuminaten, als dass es aus dem Inosit entstehe. Dagegen lässt sich nicht leugnen, dass mindestens ein Theil des Zuckers auch auf einem von C. Schmidt bezeichneten Wege entstehen könnte. Dieser Chemiker nimmt nämlich an, dass aus Fettsäure und Glycerin Cholsäure und Zucker sich bilden; und allerdings lässt sich hierfür anführen, dass sich aus Glycerin Zucker und weiterhin Alkohol erhalten lässt.

Dass der Gallenfarbstoff wohl aus dem Hämatin abgeleitet werden muss, folgt aus dem theilweisen Verschwinden des letztern innerhalb der Leber. Damit ist die Annahme von Frerichs und Städeler, wornach der Gallenfarbstoff aus den Gallensäuren entstehen sollte, mindestens unwahrscheinlich geworden. Der für diese Annahme beigebrachte Versuch, dass nach Injection von Gallensäuren ins Blut zuweilen Gallenfarbstoff im Harn erscheint, ist nicht beweisend, da die Gegenwart der Gallensäuren im Blute entweder die Diffusionsrichtung der von der Leber bereiteten Stoffe umändern oder innerhalb des Blutes auf die Umwandlung des Hämatins einwirken kann.

Ueber den Grund, warum die von der Leber bereitete Galle in die Gallenwege, der Zucker aber in das Blut übertritt, wissen wir überhaupt nichts bestimmtes. Nach den gewöhnlichen Diffusionsgesetzen müsste namentlich der Zucker gleichzeitig in die Galle und in das Blut übergehen. Die Galle bleibt aber, wie Mosler gefunden hat, selbst nach Injection beträchtlicher Zuckermengen ins Blut noch zuckerfrei. Nimmt man daher an, dass die gewöhnlichen Leberzellen gleichzeitig die Galle und die in die Blutgefässe übertretenden Stoffe bereiten, so muss man annehmen, dass dabei eine besondere chemische Anziehung noch wirksam sei. Weit einfacher gestaltet sich die Erklärung, wenn man die Hypothese Henle's adoptirt. Dieser Anatom hat nämlich besondere Gallengangdrüsen beschrieben, die als einfache oder verzweigte Schläuche in den

Gallenkanälen liegen. Diese Drüsen hält Henle für die Secretionsorgane der Galle, die Leberzellen für die Secretionsorgane des Zuckers.

Vielfach ist auch versucht worden, den Antheil zu bestimmen, den einerseits das Pfortader- und anderseits das Leberarterienblut an der Gallen- und Zuckerbildung nehmen. Nach den bisherigen Versuchen sind beide Gefässe für die ungestörte Function der Leber unerlässlich. Eine besondere Beziehung zu dem einen oder andern Secret lässt sich aber nicht nachweisen. Sollte sich die Ansicht Henle's bestätigen, so würde, da die Gallenkanäle von der Leberarterie, die Leberzellen von der Pfortader versorgt werden, die Galle vorwiegend aus der Leberarterie, der Zucker vorwiegend aus der Pfortader kommen. Wegen der Anastomosen beider Gefässe würde auch dann die Vertheilung der Function keine ausschliessliche sein. Aber selbst gegen eine nur vorwiegende Bildung der Galle aus der Leberarterie sprechen die Versuche von Schiff, welcher fand, dass nach Unterbindung der Leberarterie die Galle nach wie vor, und anscheinend in unverminderter Menge, gebildet wurde, während nach Unterbindung der Pfortader die Gallensecretion augenblicklich aufhörte und in kurzer Zeit der Tod erfolgte. Moos hatte aus seinen Versuchen geschlossen, dass die Gallensecretion durch Unterbindung der Pfortader nur vermindert werde. Mit Recht machte aber Schiff hiergegen geltend, dass für die Mitbetheiligung der Leberarterie an der Gallensecretion in den Versuchen von Moos kein Beweis liege, da die wenigen Tropfen Galle, die er in der Gallenblase nach Unterbindung der Pfortader vorfand, schon vor dem Versuch in derselben enthalten sein konnten *).

Mit dem Austritt der Galle und den in dem ausgeführten Blute der Lebervenen erzeugten Veränderungen ist der Einfluss, welchen die Leber auf das Blut ausübt, nicht völlig beendet. Ein grosser Theil der in der Galle secernirten Stoffe, namentlich der grösste Theil der Gallensäuren, ein Theil des Gallenfarbstoffs, die alkalischen Mineralsalze und das meiste Wasser, werden vom Darmkanal aus in das Blut aufgenommen. Auch die Gallenstoffe werden also auf einem Umwege dem Blut zurückgegeben. Sie werden aber in diesem, sobald sie nicht in allzu grosser Menge auftreten, rasch zerlegt und gehen in die allgemeinen Umsetzungsproducte des Organismus über.

Diesen „intermediären Stoffwechsel", der durch die Aufnahme der Gallenstoffe in das Blut geschieht, und wodurch die letzteren noch im Ernährungsprocess Verwendung finden, hat schon Liebig vermuthet, und neuerdings haben besonders Bidder und Schmidt auf ihn hingewiesen. Die Zwischenproducte, welche die Gallenstoffe im Blute erleiden, sind uns unbekannt, ihre Endproducte sind aber ohne Zweifel Kohlensäure, Wasser, Ammoniak und Schwefelsäure **).

---

*) Lehmann, physiolog. Chemie, Bd. 2. Mosler, Archiv f. pathol. Anatomie, Bd. 13. Moos, über Pfortaderentzündung, Leipzig und Heidelberg 1859. Schiff, schweiz. Zeitschr. f. Heilk. Bd. 1.

**) Bidder und Schmidt, die Verdauungssäfte und der Stoffwechsel.

IV. Die Athmung.

§. 141. Uebersicht und Eintheilung.

Die Athmung ist derjenige Theil des Ernährungsprocesses, welcher die Aufnahme und Abgabe der gasförmigen Stoffe umfasst. Dieser Austausch der gasförmigen Nahrungs- und Absonderungsstoffe geschieht theils durch besondere Athmungsorgane, die Lungen (bei gewissen in Wasser lebenden Thieren die Kiemen), theils durch die gesammte Oberfläche der Haut. Wir unterscheiden daher die Lungenathmung und die Hautathmung.

Die Athmung geht parallel der Verdauung und Aufsaugung der festen und flüssigen Nahrungsstoffe, sowie der Absonderung der festen und flüssigen Excrete. Während wir aber den Stoffwechsel der festen und flüssigen Bestandtheile des Organismus in mehrere Capitel zerfällen, unterziehen wir in der Physiologie der Athmung den ganzen Wechsel der gasförmigen Stoffe der Betrachtung. Hiezu bestimmt uns die practische Rücksicht, dass die einzelnen Acte des Athmungsprocesses theils minder zusammengesetzt, theils unmittelbarer mit einander verbunden sind.

Die Athmung besteht aus äusseren und aus inneren Vorgängen, die innig zusammenhängen. Der äussere Gaswechsel ist durch die inneren Processe bedingt, deren Heerd das Blut in seiner Wechselwirkung mit den Geweben ist; für den Verlauf der inneren Processe ist anderseits der äussere Gaswechsel die unerlässliche Bedingung. Bei der Haut beruht dieser Gaswechsel bloss auf Verdunstung und Diffusion; in den Lungen wird er ausserdem durch besondere unter dem Einfluss des Nervensystems stehende mechanische Hülfsmittel gefördert. Hiernach handeln wir:

1) von der Lungenathmung, und zwar
   a) vom Mechanismus, und
   b) vom Chemismus derselben,
2) von der Hautathmung.

Die Betrachtung der Structur der Athmungsorgane schicken wir einleitend voraus.

§. 142. Structur der Athmungsorgane.

Die Lunge ist im Wesentlichen eine traubenförmige Drüse. (Fig. 21, S. 182.) Sie unterscheidet sich von den gewöhnlichen acinösen Drüsen hauptsächlich dadurch, dass ihre einzelnen Endbläschen, die Lungenbläschen oder Malpighischen Bläschen, weniger von einander geschieden sind, sondern mehr sich als mit einander commu-

nicirende Ausbuchtungen der feinsten Verzweigungen der Ausführungsgänge, der Bronchien, darstellen. Dadurch bekommt auch die Lunge auf ihrer Oberfläche und auf Durchschnitten nicht das körnige Aussehen der acinösen Drüsen, sondern man bemerkt die Begrenzung der einzelnen Bläschen nur an den umgrenzenden Gefässen, und ebenso sind die aus mehreren Bläschen bestehenden so genannten Lungenläppchen nur durch die gröberen Verästelungen der Gefässe von einander getrennt.

Die Wandungen der $^1/_{15}$—$^1/_{20}'''$ messenden Lungenbläschen bestehen aus homogener Bindesubstanz. Ob diese Endbläschen auf ihrer Innenfläche ein Epithel aus rundlichen abgeplatteten Zellen tragen oder frei von Epithel sind, ist noch Streitfrage. Nach aussen ist das Bläschen von einem sehr dichten Capillarnetz umhüllt. Die grösseren Läppchen werden durch ein reichlich mit elastischen Elementen untermengtes Bindegewebe zusammengehalten. Die feinsten Bronchialäste, an welchen die Lungenbläschen aufsitzen, haben dieselbe homogene Wandung wie diese; sehr bald aber verdickt sich dieselbe, indem zunächst eine fibröse Hülle und sehr bald auch zwischen dieser und der innern Membran eine ringförmige Muskellage sie umgibt; ebenso treten schon an Kanälchen von $^1/_{10}'''$ Durchmesser kleine Knorpelplättchen in der Wandung auf, die unter der fibrösen Hülle liegen. An den grossen Bronchien und der Luftröhre sind die Knorpelplättchen zu Halbringen geworden, und die quere Muskelschichte füllt nunmehr nur noch den nach hinten gelegenen freien Raum zwischen den Enden der knorpeligen Halbringe aus. Das Plattenepithel der kleinsten Bronchialäste wandelt sich, ebenfalls allmälig, in ein Flimmerepithel um, indem zunächst nur die abgeplattete Form der Zellen in die cylindrische übergeht und dann erst auf den einzelnen Cylindern Wimperhaare erscheinen; die unter dieser Epithellage befindliche Membran endlich hat den Charakter einer gewöhnlichen Schleimhaut angenommen.

Die Formbeschaffenheit der Endbläschen der Lunge wurde zuerst von Moleschott richtig erkannt, welcher zeigte, dass dieselben nicht, wie man früher geglaubt hatte, gegen einander abgeschlossen sind, sondern vielfach communiciren, so dass die menschliche Lunge das nämliche Verhalten, nur in geringerem Grade, zeigt, welches wir an den Lungen der Amphibien beobachten, die aus Säcken bestehen, in welche unmittelbar die Bronchien münden, und welche in kleinere Fächerräume übergehen. Ueber die Ausbreitung des Epithels in den Lungenbläschen, die für die Respiration von Wichtigkeit ist, herrscht noch eine Controverse. Nach Remak und Eberth findet sich in den Lungenbläschen ein Plattenepithel, das jedoch nach dem letzteren Beobachter Lücken lässt, so dass die Gefässe epithelfrei sind. Nach Henle, Zenker, Luschka u. A. beginnt hingegen das Epithel erst in den Bronchien; nach Henle sind Kerne in der Membran der Lungenbläschen für Epithel gehalten worden. Uebrigens wird allgemein zugegeben, dass in den Lungenbläschen der Embryonen eine Epithelbekleidung sich finde, und deutet Luschka die auch von ihm zuweilen in den

Lungenbläschen erwachsener Thiere gefundenen Epithelzellen als Reste jenes embryonalen Zustandes *).

Die Structur der Haut haben wir hier nur insofern ins Auge zu fassen, als dieselbe für den Gaswechsel von Bedeutung ist. Eine Aufnahme von Gasen kann nur durch das Netz von Blutgefässen stattfinden, das sich in der obersten Schichte der Lederhaut und in den dieser angehörenden Papillen ausbreitet; hierzu müssen also die Gase die ganze Dicke der Oberhaut durchdringen. Die Ausscheidung gasförmiger Stoffe dagegen, namentlich des verdunsteten Wassers, findet ausserdem durch besondere Drüsen, die Schweissdrüsen, statt, deren Ausführungsgänge auf der Oberfläche der Haut münden. Ueber die Structur dieser Drüsen s. die Physiologie der Absonderungen.

1. Die Lungenathmung.

A. Mechanismus der Lungenathmung.

§. 143. Die Athmungsbewegungen.

Die Bewegungen des Athmens bestehen in rhythmischen Veränderungen des Raumes der Brusthöhle, welche durch die in bestimmten Pausen auf einander folgenden Zusammenziehungen und Erschlaffungen gewisser Muskeln bewirkt werden. Da die Lunge genau der Innenwand des Brustkastens anliegt, so folgt sie jeder Bewegung desselben. Den Veränderungen des Raumes der Brusthöhle entsprechen daher genau gleich grosse Veränderungen des Lungenvolums. In dem Masse aber als die Lunge ausgedehnt wird, wird die Spannung der in ihr befindlichen Luft verringert, und muss zur Herstellung des Gleichgewichts zwischen Atmosphäre und Lungenluft durch Nase und Mundhöhle Luft in die Lunge eindringen. Wenn die Lunge durch Verengerung des Brustraumes zusammensinkt, wird hingegen die Spannung der in ihr befindlichen Luft vergrössert, und es muss nun zur Herstellung des Gleichgewichts Luft aus der Lunge in die Atmosphäre austreten. Die mit Luftaufnahme verbundene Erweiterung des Brustraums nennt man Einathmung (Inspiration), die mit Ausstossen von Luft verbundene Verengerung des Brustraums Ausathmung (Exspiration). Eine aufeinanderfolgende In- und Exspiration zusammen bezeichnet man als eine Athmung.

*) Moleschott, de Malpighianis pulmonum vesiculis, Heidelberg 1845. Eberth, Archiv f. pathol. Anat., Bd. 24. Deichler, Zeitschr. f. rat. Med., Bd. 10.

Die Zahl der Athmungen in einer bestimmten Zeit wechselt bei verschiedenen Menschen. Beim Erwachsenen beträgt sie nach Hutchinson im Mittel 16—24, schwankt aber in den Extremen zwischen 9 und 40; beim Neugeborenen ist sie nach Quetelet im Mittel 44 (schwankend zwischen 23 und 70). Die Athmungsfrequenz nimmt also mit dem Alter ab. Sie steht hierin wie überhaupt in genauer Beziehung zur Pulsfrequenz: im Mittel kommt nämlich auf 4 Herzpulse eine Athmung. Jede Ursache, welche die Pulsfrequenz vergrössert, beschleunigt daher auch die Anzahl der Athmungen.

Quetelet hat für die Veränderungen der Athmungsfrequenz mit dem Alter folgende Tabelle gegeben:

	Max.	Min.	Mittel.
Neugeborene	70	23	44
5 Jahre	32	—	26
15—20 J.	24	16	20
20—25 J.	24	14	18,7
25—30 J.	21	15	16
30—50 J.	23	11	18,1.

Vierordt hat an sich selbst im Mittel nur 11,9 Respirationen gefunden. Die Zahl von Hutchinson stützt sich auf die Beobachtung an 1897 männlichen Individuen. Die Regel, dass auf 4 Herzpulse ein Athemzug kommt, ist natürlich nur eine annähernde; sie verliert namentlich ihre Gültigkeit dann, wenn die Zahl der Athmungen sehr gering ist, in welchem Falle die Pulsbewegung um mehr als das 4fache grösser zu sein pflegt *).

Der Rhythmus der Athmungen ist ein sehr regelmässiger. Die Inspiration ist stets kürzer als die Exspiration, nach Vierordt im Verhältniss von 10 : 14—24. Die Inspiration geht unmittelbar in die Exspiration über. Vor jeder neuen Inspiration dagegen kommt eine Pause, die $^1/_5$ — $^1/_3$ der Dauer einer Athmung ausmacht. In- wie Exspiration beginnt langsam, steigt dann mit beschleunigter Geschwindigkeit an und verliert sich zuletzt wieder sehr allmälig.

Vierordt und G. Ludwig suchten über den Rhythmus der Athembewegungen Aufschluss zu erhalten, indem sie die Bewegungen der Bauchwände beim Athmen mittelst eines Fühlhebels auf den rotirenden Cylinder des Kymographions aufzeichnen liessen. Sie haben dabei die oben angegebenen Mittelzahlen erhalten. Weitere Schlüsse lassen sich jedoch aus diesen Versuchen nicht ziehen, da die Bewegungen der Bauchwände beim Athmen zwar in ihrem Rhythmus im Ganzen den Bewegungen des Brustraums folgen, aber zu der Grösse dieser letzteren Bewegungen in keinem bestimmten Verhältnisse stehen **).

---

*) Hutchinson, Art. Thorax in Todd's Cyclop. f. Anatom. und Physiol. Quetelet, sur l'homme. Vierordt, Art. Respiration im Handwörterb. der Physiol.

**) Vierordt und Ludwig, Archiv f. physiol. Heilk., Bd. 14.

Die Formveränderungen des Brustkastens bei der Einathmung bestehen in einer Erweiterung desselben in allen seinen Durchmessern; bei der Ausathmung kehrt er wieder zu seiner ruhenden Form zurück. Der Breite- und Tiefedurchmesser des Brustraums wird durch die Bewegung der Rippen, der Längsdurchmesser durch das Herabsteigen des Zwerchfells, bei tiefen Inspirationen ausserdem durch Hinaufsteigen des Schlüsselbeins und Streckung der Wirbelsäule vergrössert. Die Rippen sind hinten mit den Wirbelkörpern, vorn mit dem Brustbein durch Gelenke verbunden. Die vordere Verbindung liegt tiefer als die hintere und rückt bei den unteren Rippen relativ immer tiefer herab. Jede Rippe führt nun eine zusammengesetzte Bewegung aus. Ihr vorderes Ende wird nämlich etwas in die Höhe geführt, durch die vereinigte Wirkung aller Rippen wird daher das Brustbein gehoben. Diese Bewegung ist aber an den unteren Rippen wegen ihres schrägeren Verlaufs viel beträchtlicher als an den oberen. Ausserdem führt jede Rippe eine zweite Bewegung um eine durch ihre beiden Ansatzpunkte von vorn nach hinten gelegte Axe aus. Durch die Hebungsbewegung der Rippen wird der Tiefedurchmesser, durch die Drehungsbewegung derselben wird der Breitedurchmesser des Brustraums vergrössert. Die Verlängerung des Brustraums geschieht bei ruhigem Athmen auf Kosten des Bauchraums durch Hinabsteigen des Zwerchfells, bei sehr tiefem Athmen zugleich nach oben hin durch Hinaufziehen des Schlüsselbeins und der Schulter. Bei ruhigem Athmen wird daher der obere Theil des Bauchs durch den Druck des herabsteigenden Zwerchfells während der Inspiration etwas hervorgetrieben, bei tiefem Athmen hingegen wird, da das Zwerchfell der Aufwärtsbewegung der Rippen folgen muss, der Bauch etwas eingezogen.

Die Formveränderungen des Thorax beim Athmen zeigen bemerkenswerthe Unterschiede beim männlichen und beim weiblichen Geschlechte. Beim Manne überwiegt das Hinabsteigen des Zwerchfells, beim Weibe die Bewegung der Rippen, bei jenem sind daher die Bewegungen der Bauchwand, bei diesem die Bewegungen des Thorax ausgesprochener.

Sibson untersuchte die Veränderungen des Tiefedurchmessers der Brust und des Bauchs an verschiedenen Stellen mittelst eines besonderen Instrumentes (Thoracometer). Er fand dieselben bei ruhigem Athmen am obern Theil des Thorax 0,03—0,07 engl. Zolle, in der Gegend der 10. Rippe 9—10, in der Mitte des Bauchs 25 - 30 und tiefer unten wieder 8—9 engl. Zoll. Bei sehr tiefen Inspirationen nimmt diese Grösse um das 10- bis 30fache zu. Die Zunahme ist aber am obern Theil des Thorax viel beträchtlicher als am untern und am Bauch. Bei möglichst tiefer Inspiration betrug die Ausdehnung am obern Theil des Thorax 1 Zoll, sie sank dann vom Ende des Brustbeins an bis zur 10. Rippe allmälig auf 0,6 und stieg dann am Bauch wieder auf 1 Zoll.

Die Ursachen der Geschlechtsverschiedenheiten in den Athembewegungen sind noch nicht völlig aufgeklärt. Auf die Kleidung lassen sich dieselben nicht

zurückführen, da sie nach Hutchinson angeboren sind. Uebrigens kommen zuweilen beim Manne Annäherungen an den weiblichen und beim Weibe Annäherungen an den männlichen Respirationstypus vor *).

Die Muskelwirkung, welche die beschriebenen Formveränderungen verursacht, geht bei ruhigem Athmen fast ausschliesslich von dem Zwerchfell und den Zwischenrippenmuskeln aus, während bei sehr intensiven Athmungsbewegungen auch die Strecker der Wirbelsäule und diejenigen am Schädel oder den oberen Extremitäten sich ansetzenden Muskeln, die vom Thorax entspringen, mitwirken. Da der Inhalt der Bauchhöhle stets unter einem Druck steht, der theils von dem Druck der Atmosphäre auf die Bauchdecken, theils von der Wirkung der Bauchmuskeln herrührt, während der durch Knochen fest geschlossene Brustraum vor dem Atmosphären- wie vor dem Muskeldruck gesichert ist, so wird das Zwerchfell während der Ruhe nach oben gegen die Brusthöhle gewölbt. Zieht es sich zusammen, so muss sich diese Wölbung mehr oder weniger ausgleichen, indem die rothen Seitentheile des Zwerchfellgewölbes sich abflachen und herabsteigen. Das Zwerchfell muss somit die Brusthöhle in ihrem Längsdurchmesser vergrössern. Unter den Zwischenrippenmuskeln sind es vorzugsweise die äusseren, welche bei der Inspiration thätig sind. Jeder äussere Zwischenrippenmuskel läuft vom untern Rand einer Rippe schräg nach vorn und unten zum obern Rand der nächsten. Die Wirkung dieser Muskeln wird durch die ähnlich verlaufenden Rippenheber unterstützt. Die innern Zwischenrippenmuskeln gehen umgekehrt vom untern Rand einer Rippe schräg nach hinten zum obern Rand der nächsten. Nach ihrem Verlauf müssen die äussern Zwischenrippenmuskeln bei ihrer Verkürzung die Rippen nach oben ziehen und die Zwischenrippenräume erweitern, die inneren Zwischenrippenmuskeln üben die gleiche Wirkung jedenfalls mit ihren vordersten zwischen den Rippenknorpeln ausgespannten Bündeln aus, während von der weiter zurückgelegenen, zwischen den Knochen ausgespannten Abtheilung derselben ihrem Verlauf nach erwartet werden könnte, dass sie die Rippen nach unten ziehen und die Zwischenrippenräume verengern. Gegen die dieser Muskelportion desshalb von Vielen zugeschriebenen Exspirationswirkung spricht aber anderseits, wie Budge hervorgehoben hat, dass nach dem Hebelgesetz jede Rippe um so leichter bewegt werden kann, je ferner von den beiden Befestigungsstellen (am Brustbein und an der Wirbelsäule) die bewegende Kraft angreift; darnach müssen die innern wie die äussern Zwischenrippenmuskeln die Rippen nach oben ziehen, da bei beiden der Ansatz an der oberen Rippe der relativ festere Punkt ist. Sollte aber auch dem hintern Theil der innern Zwischenrippenmuskeln eine abwärts ziehende Wirkung zukommen, so könnte dieselbe doch nur sehr geringfügig sein, im Vergleich

*) Sibson, Lond. med. chir. transactions, vol. 31. Hutchinson a. a. O.

zur Wirkung der äussern und der vordern Portion der innern Zwischenrippenmuskeln. Vielleicht hat daher dieser Verlauf der Fasern nur den Zweck, der die Rippen zugleich nach hinten ziehenden Wirkung der äussern Zwischenrippenmuskeln einigermassen das Gleichgewicht zu halten. Auch die Beobachtung am blossgelegten Thorax scheint für die Inspirationsfunction aller Zwischenrippenmuskeln zu sprechen.

Die Ansichten über die Function der Intercostalmuskeln haben sich seit dem hierüber zwischen Haller und Hamberger geführten Streit noch immer nicht geeinigt. Haller nahm auf Vivisectionen gestützt an, dass äussere und innere Intercostalmuskeln als Inspiratoren wirken, Hamberger erklärte, nur die äussern und der zwischen den Knorpeln ausgespannte Theil der innern Zwischenrippenmuskeln (mm. intercartilaginei) könnten inspiratorisch wirken, der hintere Theil der letztern müsse eine exspiratorische Wirkung haben. Er stützte sich dabei auf folgendes Schema. Es seien (Fig. 50) ab und cd die Richtungen des knöchernen Theils zweier Rippen. Gehen diese bei der Inspiration in die Stellungen ab′ und cd′ über, so nimmt zugleich ein Muskel von der Lage mn (intercostal. ext.) die Lage m′n′ an, offenbar hat er sich dabei verkürzt, d. h. er ist ein Inspirationsmuskel. Ein Muskel von der Lage op (intercostal. int.) dagegen geht in die Lage o′p′ über, wobei er sich verlängert, d. h. er ist ein Exspirationsmuskel. Anders verhält es sich wieder mit den zwischen den Knorpeln gelegenen Portionen der Intercostales interni. Die Knorpel haben die Stellungen be, de; bewegen sie sich aufwärts in die Stellungen b′e′, d′e′, so muss ein zwischen ihnen ausgespanntes Muskelbündel von der Richtung gr in die Richtung g′r′ übergehen, d. h. sich verkürzen. Gegen diesen Beweis, dem sich neuerdings Donders, Ludwig, Traube u. A. im Wesentlichen angeschlossen haben, lässt sich einwenden, dass er kein wahres Schema des wirklichen Verhaltens gibt. Die Rippen sind nämlich sehr ungleich beweglich. Die obersten bleiben fast vollkommen fixirt während der Ein- und Ausathmungsbewegungen. Eine Erweiterung der Zwischenrippenräume, wie sie das Schema voraussetzt, findet daher mindestens am obern Theil des Thorax nicht statt. Wo die Zwischenrippenräume sich erweitern (nach Sibson geschieht es an den vier untern Rippen), da müssen dann allerdings die hintern Bündel der Interostales interni bei der Inspiration gedehnt und bei der Exspiration verkürzt werden. Damit ist bewiesen, dass diesen Bündeln eine inspiratorische Function nicht zukommen kann. Es ist aber damit noch nicht bewiesen, dass sie auch eine exspiratorische Function haben, da es nicht ausgemacht ist, ob sie bei der Exspiration sich verkürzen. Vielmehr wäre es denkbar, dass sie in der oben angedeuteten Weise Hülfsmuskeln der Inspiration sind, indem sie zwar zur Erweiterung des Brustraums nichts beitragen, aber die nach hinten gehende Componente des Zugs der Intercostales externi aufheben. Auf ein Moment, das die vollständige Exspiration ohne jede Muskelwirkung erklärt, hat Helmholtz aufmerksam gemacht, nämlich darauf, dass die Intercostalmuskeln die Rippen wegen deren Fixirung an beiden Enden nur heben können, indem sie dieselben biegen, in Folge dieser Biegung müssen aber nach dem Aufhören der Contraction die Rippen mit grosser Kraft in ihre vorige Lage zurückspringen.

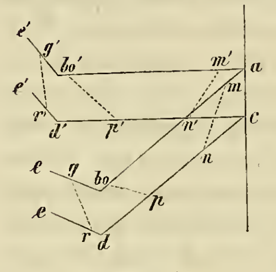


Fig. 50.

Bei ruhigem Athmen findet hiernach nur während der Einathmung eine active Muskelwirkung statt, und zwar contrahiren sich bei der Einathmung das Zwerchfell und die Zwischenrippenmuskeln, bei der Ausathmung wird das Zwerchfell durch den höheren Druck in der Bauchhöhle von selbst wieder nach oben gedrängt, und der ausgedehnte Thorax kehrt durch seine Elasticität zur früheren Form zurück. Bei starken Athmungsbewegungen tritt dagegen sowohl für In- als Exspiration noch eine Reihe anderer Muskeln in Thätigkeit. Diese sind ausser den Streckern der Wirbelsäule, welche zugleich bei der Vergrösserung des Längendurchmessers der Brust mitwirken können, Muskeln, die theils von der Wirbelsäule, theils vom Schädel, theils vom Schulterblatt oder Arm entspringend sich am Brustkasten inseriren. Diese Muskeln wirken hierbei in einer Richtung, die ihrer normalen Wirkung gerade entgegengesetzt ist, indem sie den sonst beweglichen Punkt (an Kopf, Schulter, Arm) zum festen Punkt und den sonst festen Punkt am Thorax zum beweglichen Punkt machen. Die Muskeln können daher auch nur in solcher Weise wirken, wenn jene sonst beweglichen Punkte entweder durch andere Muskeln oder durch äussere Hülfsmittel fixirt sind. Die tiefe Exspiration wird namentlich durch die das Zwerchfell gewaltsam in die Höhe treibende Bauchpresse ausgeführt.

Die bei der tiefen Inspiration wirkenden Muskeln sind die musculi scaleni, serrati postici, sternocleidomastoidei, die Strecker der Wirbelsäule, die Rumpfschulterblatt- und Rumpfarmmuskeln; davon pflegen namentlich die letztern, welche zur Wirkung auf den Thorax die Fixation von Schulter und Arm erfordern, nur bei intensiver Athemnoth in Thätigkeit zu kommen. Zur tiefen Exspiration wirken die Muskeln der Bauchpresse, vielleicht ein Theil der innern Zwischenrippenmuskeln (s. oben), der triangularis sterni, der die Rückkehr der Rippenknorpel in die Exspirationsstellung befördert, und die Beuger der Wirbelsäule *).

§. 144. Athmungsgrösse und Respirationsdruck.

Die Luftmenge, welche die Lunge enthält, ist im normalen Zustand veränderlich theils nach dem Volum der Lunge, theils nach der in Folge von In- oder Exspiration gerade stattfindenden Erweiterung oder Verengerung des Brustraums. Die gesammte Quantität Luft zu bestimmen, welche die Lunge vermöge ihres Volumens fassen kann, ist während des Lebens unmöglich. Man sucht aber den relativen Luftraum einer Lunge annähernd festzustellen, indem man dasjenige Luftvolum misst, welches nach der tiefsten Inspiration durch die tiefste Exspiration aus der Lunge entleert wird. Dieses Luftvolum wird als die Athmungsgrösse oder vitale Capacität der Lunge bezeichnet.

*) Hutchinson, med.-chir. transactions. vol. XXIX. Sibson, ebend. vol. XXXI. Ludwig, Lehrbuch der Physiologie, Bd. 2. Helmholtz, Sitzungsberichte der niederrhein. Gesellsch., 1856. Budge, Archiv f. physiol. Heilk., n. F. Bd. 1. Bäumler, über die Wirkung der Zwischenrippenmuskeln, Dissertation, Erlangen 1860.

Die vitale Capacität schwankt beim Erwachsenen unter normalen Verhältnissen zwischen 2000 und 4500 Cub.-Cm., nach Hutchinson beträgt sie bei kräftigen Männern im Mittel 3770 Cub.-Cm. Sie ist bei Männern grösser als bei Frauen, steigt von der Geburt an bis zum 35. Jahr und nimmt dann wieder allmälig ab. Sie zeigt ferner zahlreiche individuelle Verschiedenheiten. Diese lassen sich meistens annähernd nach dem Volum des Brustkastens bemessen. Da letzteres im Allgemeinen sich ungefähr nach der Körpergrösse und dem Brustumfang richtet, so hat man bestimmte Beziehungen zwischen diesen Factoren der Gestalt und der vitalen Capacität aufzufinden gesucht. Nach Hutchinson genügt es, wenn die Körpergrösse berücksichtigt wird, nach Arnold ist ausserdem der Brustumfang, sowie die Beweglichkeit der Brust von wesentlichem Einflusse. Wo nach Berücksichtigung dieser Factoren eine auffallend niedrige vitale Capacität gefunden wird, da pflegt man einen pathologischen Zustand des Lungengewebes zu vermuthen. Aus diesem Grunde wird die Untersuchung der vitalen Capacität zur Diagnose von Lungenerkrankungen angewandt.

Die Untersuchung der vitalen Capacität geschieht mit Hülfe des von Hutchinson construirten Spirometers (Fig. 51). Derselbe besteht aus einem

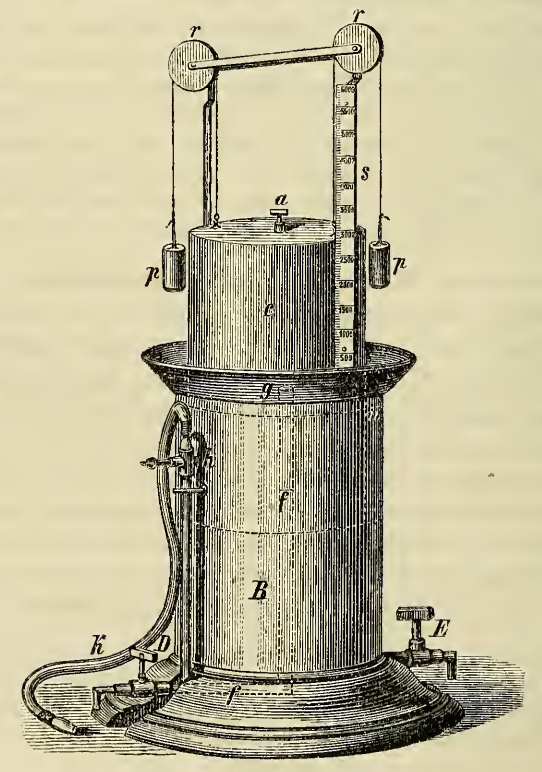


Fig. 51.

grossen Wasserbehälter von Blech B. In diesem befindet sich ein Cylinder C, der unten vollkommen offen ist und oben bei a eine verschliessbare Oeffnung hat. Der Cylinder C ist durch zwei Schnüre, die über die Rollen r laufen, mit den Gewichten p verbunden, welche genau dem Gewicht von C gleich sind, so dass der Cylinder in jeder Lage im Gleichgewicht bleibt. Aus dem Behälter B tritt unten eine Röhre f, die in der Axe des Cylinders in die Höhe läuft und hier bei g etwas über der Wasserfläche n mündet. Aussen bei h ist dieselbe durch einen Hahn verschliessbar, und sie steht hier mit dem Kautschukschlauch k in Verbindung; letzterer trägt ein Mundstück. Die Röhre f hat nach unten eine seitliche Ausflussöffnung mit einem Hahn D, den man öffnet, wenn etwa in die Röhre gekommenes Wasser entfernt werden soll. Ebenso hat der Behälter B unten einen Hahn zur Entfernung überschüssigen Wassers. Um die vitale Capacität eines Menschen zu bestimmen, wird a geöffnet und C herabgelassen. Dann lässt man, während a geschlossen und der Hahn h offen ist, durch k. exspiriren, worauf C in die Höhe steigt. An der Scala s lässt sich direct die Luftmenge messen, die hierbei in C eingedrungen ist.

Nach Hutchinson entspricht bei einer Grösse zwischen 5 und 6 engl. Zoll jeder Zoll in der Zunahme der Körpergrösse einer Zunahme der vitalen Capacität von 130 Cub.-Cm. Nach Arnold steht die Athmungsgrösse mit der Körperlänge und dem Brustumfang in einem solchen Zusammenhang, dass von einer Körperlänge von 150 Cm. und einem Brustumfang von 65 Cm. an einer Zunahme der Körperlänge um 2,5 Cm. und ebenso einer Zunahme des Brustumfangs um 2,5 Cm. ein Wachsthum der Athmungsgrösse um 150 Cub.-Cm. entspricht, so dass also z. B., wenn gleichzeitig Körperlänge und Brustumfang jedes um 2,5 Cm. vergrössert wird, die vitale Capacität dann um 300 Cub.-Cm. zunimmt. Für Frauen gilt diese Regel mit der Beschränkung, dass für je 2,5 Cm. Körperlänge die Athmungsgrösse nur um 150 Cub.-Cm. wächst. Natürlich sind alle diese Zahlen nur Mittelzahlen und verlieren im einzelnen Fall häufig ihre Gültigkeit. Fabius und Buys-Ballot haben daher versucht, noch einen dritten für die Athmungsgrösse bestimmenden Factor, die Beweglichkeit des Thorax, mit in Rechnung zu ziehen. Je mehr man damit die wirklichen Bedingungen der Athmungsgrösse erschöpft, um so weniger sind natürlich die Resultate zu dem meistens dabei angestrebten Zwecke, nämlich zur Diagnose pathologischer Zustände mittelst der vitalen Capacität, brauchbar, da die aufgenommenen Factoren, wie z. B. Brustumfang und Beweglichkeit des Thorax, selbst durch die pathologischen Zustände verändert werden. Denn es kann in einem gegebenen Fall die Athmungsgrösse ganz dem entsprechen, was nach Brustumfang und Beweglichkeit des Thorax zu erwarten steht, aber die letzteren sind selbst pathologisch verändert und haben daher auch eine Veränderung der Athmungsgrösse herbeigeführt. Da es nun aber offenbar nicht möglich ist, die Beziehungen zwischen Configuration des Thorax und Athmungsgrösse in anderen als in solchen selbst pathologisch veränderlichen Bedingungen auszudrücken, so ist überhaupt der Spirometer nur bei Individuen, die oft nach einander untersucht, bei denen also die Veränderungen der Athmungsgrösse verfolgt werden können, zur Krankheitsdiagnose geeignet *).

---

*) Hutchinson, on the capacity of the lungs, medico-chirurg. transactions, vol. 29. Arnold, die Athmungsgrösse des Menschen, Heidelberg 1855. Fabius, Zeitschr. f. rat. Med., n. F. Bd. 4. Donders, ebend.

Die als vitale Capacität gefundene Luftmenge gibt nicht die gesammte Luftquantität, welche die Lunge fassen kann, sondern auch nach der tiefsten Exspiration bleibt noch immer rückständige Luft in der Lunge zurück. Diese kann nur an Leichen durch Eröffnung des Thorax aus der Lunge ausgetrieben werden. Ihre Menge ist zu 1400—2000 Cub.-Cm. gefunden worden. Die gesammte Luftmenge, welche die Lunge bei tiefster Inspiration fassen kann, würde hiernach 3400—6500 Cub.-Cm. betragen.

Das Volum des mittleren Athmens variirt beträchtlich bei verschiedenen Menschen. Vierordt fand es bei sich selbst im Mittel gleich 500 Cub.-Cm. (schwankend zwischen 170 und 700). Die Menge der durch eine Exspiration ausgestossenen Luft nimmt ab mit der Frequenz der Athemzüge, aber bei weitem nicht in gleichem Verhältnisse, so dass bei frequenterer Athmung immerhin der Luftwechsel grösser ist. Ausserdem nimmt die mit einer Exspiration ausgestossene Luftmenge zu mit der vitalen Capacität der Lunge.

Nimmt man die mittlere Athmungsfrequenz zu 19 in der Min. an, so beträgt die in dieser Zeit aufgenommene und wieder ausgestossene Luftmenge 19 × 500 = 9500. Die durch eine Exspiration ausgestosseue Luftmenge steht nach Vierordt zu der vitalen Capacität in dem constanten Verhältniss 1 : 4,75.

Da die Lunge stets, auch nach einer tiefen Exspiration, durch Luft ausgedehnt ist und vermöge ihrer Elasticität einen Druck auf diese Luft ausübt, so befindet sich die Wandung des Thorax immer unter einem um den Betrag der Lungenelasticität verminderten Atmosphärendruck, während aussen der volle Atmosphärendruck auf ihr lastet. Nach beendigter Exspiration hält die elastische Kraft der Lunge, wie bereits in §. 135 angegeben wurde, noch einer Quecksilbersäule von etwa 7,5 Mm. das Gleichgewicht, bei ruhigem Einathmen steigt dieselbe auf 8—9 Mm., durch die tiefste Inspiration kann sie auf 30—40 Mm. gesteigert werden. Die Inspirationsmuskeln müssen ausser den Widerständen am Thorax die elastische Kraft der Lunge überwinden, die Anstrengung dieser Muskeln wächst daher beträchtlich mit der Tiefe der Einathmung. Die Exspiration wird dagegen durch die elastische Kraft der Lunge und der Brustwände unterstützt. Hieraus erklärt es sich, dass, wie Donders nachgewiesen hat, die auf die Luft in den Luftwegen übertragene Zugkraft der Inspiration (der negative Einathmungsdruck) grösser ist als die Druckkraft der Exspiration (der positive Ausathmungsdruck). So entspricht bei ruhigem Athmen der negative Inspirationsdruck nur einer Quecksilbersäule von 1 Mm., der positive Ausathmungsdruck dagegen einer solchen von 2—3 Mm. Bei sehr leisem Athmen stieg in den Beobachtungen von Donders der Inspirationsdruck auf + 87 Mm. Quecksilber.

Die von Donders eingeschlagene Methode zur Messung der Lungenelasticität

war folgende. Er band in die Luftröhre einer Leiche ein Quecksilbermanometer ein und öffnete dann den Thorax. Es stieg nun durch das Zusammenfallen der Lunge das Quecksilber in der Manometerröhre. Der so erhaltene Quecksilberdruck von 6—8 Mm. war gleich demjenigen Druck, unter welchem die Lunge nach der letzten tiefen Exspiration im Todesact noch ausgedehnt war, und welchem ihre Elasticität das Gleichgewicht hielt. Wurde zuvor eine gewisse Menge Luft in die Lunge geblasen, so dass diese in den Zustand der Inspiration kam, so wuchs mit der Ausdehnung der Druck und entsprechend auch die elastische Kraft der Lunge bis auf 30 Mm.

Den Inspirations- und Exspirationsdruck hat zuerst Valentin gemessen, indem er in ein Manometer ein- und ausathmete. Er erhielt jedoch hierbei wegen der Saugkraft der Mundmuskeln viel zu grosse Werthe. Donders vermied diesen Uebelstand, indem er das Manometer mit einer der Nasenöffnungen verband. Doch sind auch so noch die Druckbestimmungen für das gewöhnliche ruhige Athmen etwas unsicher, da durch das angesetzte Manometer und die Aufmerksamkeit leicht die Athembewegungen modificirt werden *).

§. 145. Abhängigkeit der Athmungsbewegungen vom Nervensystem.

Das verlängerte Mark ist das Centralorgan für die Athmungsbewegungen; seine Zerstörung hebt augenblicklich die Athmungsbewegungen auf. Im verlängerten Mark entspringen die motorischen Nerven, die sich zu den Athmungsmuskeln begeben; ausserdem sind diese Nerven in jenem Organ durch Ganglienzellen mit sensibeln Nerven verknüpft, die in den Athmungswerkzeugen (Kehlkopf, Luftwegen, Lungen) sich ausbreiten und im Stamm des nervus vagus verlaufen.

Die Anregung der Athmungsbewegungen geschieht direct durch das verlängerte Mark, wesshalb dieselben auch nach Durchschneiduug der Vagi erhalten bleiben, während hingegen die Durchschneidung der motorischen Nerven der Athmungsmuskeln, namentlich der Zwerchfellsnerven, augenblicklich sie hemmt. Die im nervus vagus verlaufenden sensibeln Fasern bestimmen aber den Rhythmus der Athmungsbewegungen: Erregung der im Vagusstamm zur Lunge verlaufenden Fasern beschleunigt diesen Rhythmus, Erregung des vom Vagusstamm sich abzweigenden obern Kehlkopfsnerven, der die sensible Schleimhaut des Kehlkopfs mit Fäden versieht, verlangsamt denselben. Dass beide Einflüsse auf einer nach dem Centralorgane hin (centripetal) sich fortpflanzenden Erregung beruhen, geht daraus hervor, dass nach Durchschneidung der genannten Nerven die Reizung der centralen Stümpfe den nämlichen Erfolg hat, während diejenige der peripherischen Stümpfe ohne Erfolg bleibt. Der beschleunigende Einfluss der Vagusreizung kommt dadurch zu Stande, dass die Vagusfasern mit den motorischen

---

*) Valentin, Lehrb. der Physiologie, Bd. 1. Donders, Zeitschr. f. rat. Med., n. F. Bd. 3.

Fasern der Inspirationsmuskeln reflectorisch verknüpft sind. Wenn man die Reizung des Vagus allmälig wachsen lässt, so kommen daher die Inspirationsmuskeln in derselben Reihe zur Thätigkeit wie bei steigender Athemnoth (zuerst das Zwerchfell, dann die Intercostales, die Levatores costarum, Scaleni u. s. w.), und bei stärkster Reizung entsteht endlich Stillstand der Athembewegungen durch dauernde, tetanische Zusammenziehung der Athmungsmuskeln. Der verlangsamende Einfluss der Laryngeusreizung erklärt sich daraus, dass dieser Nerv theils in gewöhnlicher Reflexverbindung mit den Exspirationsmuskeln theils in einer Hemmungsverbindung mit den Inspirationsmuskeln, namentlich dem Zwerchfell, steht, und zwar überwiegt die Hemmungswirkung des Laryngeus seine erregende Wirkung: schwache Reizung desselben erzeugt daher bloss Erschlaffung des Zwerchfells, und erst stärkere Erregung bewirkt zugleich Contraction der Exspirationsmuskeln. Hiernach kann im Ganzen der obere Kehlkopfsnerv als Hemmungsnerv, der übrige Vagus als Erregungsnerv der Athmungsbewegungen bezeichnet werden. Wir müssen annehmen, dass während des normalen Lebens jede dieser beiden auf das verlängerte Mark gerichteten Wirkungen periodisch wächst und wieder fällt, so dass in rhythmisch sich wiederholenden Zwischenräumen abwechselnd die erregende und dann die hemmende Wirkung das Uebergewicht hat.

Theils aus der Störung des Gleichgewichts zwischen Erregung und Hemmung, theils aus der Lähmung des im Vagusstamme verlaufenden mittleren oder motorischen Kehlkopfsnerven (nerv. recurrens) erklärt sich die beträchtliche Verlangsamung der Athmungsbewegungen, die man nach der Durchschneidung des Vagusstammes am Halse beobachtet. Diese Verlangsamung wird theils dadurch bewirkt, dass die erregenden Nervenfasern vom Centralorgan getrennt sind, während die hemmenden (des Laryngeus superior) noch mit demselben in Verbindung stehen, theils dadurch, dass in Folge der Lähmung der Kehlkopfmuskeln die Stimmritze geschlossen ist und durch die Anstrengung der äussern Athmungsmuskeln bei jeder Inspiration geöffnet werden muss. Durchschneidung der unteren Kehlkopfnerven bewirkt daher für sich schon verlangsamtes Athmen, und die nach Durchschneidung des Vagusstammes eingetretene Verlangsamung der Athmungsbewegungen wird durch eine Luftröhrenfistel, die das Athmen durch den Kehlkopf unnöthig macht, theilweise gehoben.

Da die Athmungsbewegungen nach Durchschneidung des Vagusstammes nicht gänzlich erlöschen, so kann auch die eigentliche Erregungsursache derselben nicht in der peripherischen Ausbreitung der Vagusfasern, sondern nur in dem verlängerten Marke selbst liegen. Das Gefühl des Athmungsbedürfnisses, welches jene Erregung zu begleiten pflegt, scheint ebenfalls einen centralen Sitz zu haben, da es nach der Durchschneidung der Vagusstämme sichtlich nicht aufgehoben

ist. Das Gefühl der Athmungsnoth wird, wie es scheint, ausschliesslich durch den Sauerstoffmangel des Blutes veranlasst, und es ist desshalb auch wahrscheinlich, dass das an Sauerstoff verarmte Blut als Reiz auf die Ganglienzellen des verlängerten Markes wirkt, von welchen aus die Muskeln der Inspiration innervirt werden. Hieraus erklärt es sich auch, dass die Veränderungen im Rhythmus der Athembewegungen, welche die Durchschneidung der Vagusstämme erzeugt, auf die eingeathmete Luftquantität nicht von merklichem Einflusse sind.

Früheren Beobachtern, wie Brachet, Arnold, Romberg, war nur der verlangsamende Einfluss der Vagusdurchschneidung auf die Athembewegungen bekannt, sie nahmen daher an, dass die sensibeln Vagusfasern entweder durch das von den Lungen aus erregte Gefühl des Athmungsbedürfnisses oder auf reflectorischem Wege die Athmungsbewegungen erzeugten. Da diese Hypothese die Fortexistenz der Athmungsbewegungen nicht erklärte, so nahm zuerst Volkmann das verlängerte Mark als das directe Respirationscentrum an. Den Reiz zur Einleituug der Athmungsbewegungen suchte er in der Kohlensäure des Blutes. Dagegen wurde durch die Versuche von W. Müller (s. §. 147) der Nachweis geliefert, dass bedeutende Ab- und Zunahmen der Kohlensäure in der Atmosphäre auf die Athmungsbewegungen ohne Einfluss sind, dass diese aber sehr wesentlich durch den Sauerstoffgehalt des Blutes bestimmt werden, indem Abnahme des Sauerstoffgehaltes Dyspnöe erzeugt und Uebersättigen mit Sauerstoffgas das Athembedürfniss aufhebt. Erst eine so beträchtliche Zunahme der Kohlensäure im Blute, dass dieses damit vollkommen gesättigt ist, hebt die Athmung allmälig auf, auch bei Anwesenheit von viel Sauerstoff in der Atmosphäre.

Das antagonistische Verhältniss des Laryngeus superior zum Vagusstamm ist von J. Rosenthal entdeckt worden. Die widersprechenden Angaben früherer Beobachter (Budge, Eckhard, Traube), wornach schwächere Reizung des centralen Vagusstumpfes Stillstand des Zwerchfells im Inspirationskrampf, starke Reizung desselben Stillstand im Exspirationskrampf bewirken sollte, erklären sich leicht aus diesem Antagonismus, da bei starker elektrischer Reizung des Vagusstammes leicht Schleifen des reizenden Stromes auf den oberhalb abgehenden Laryngeus sup. überspringen. Nach Rosenthal genügt es jedoch nicht einen einfachen Antagonismus solcher Art anzunehmen, dass Reizung des Laryngeus reflectorisch die Exspirationsnerven, Reizung des übrigen Vagus die Inspirationsnerven in Erregung bringt, sondern es existirt auch noch ein zweiter Antagonismus zwischen beiden in Bezug auf die Inspirationsnerven, indem Reizung des Laryngeus hemmend, Reizung des Vagus erregend auf dieselben wirkt. Dies geht daraus hervor, dass bei schwacher Reizung des Laryngeus zunächst die Inspiratoren gelähmt werden, und erst bei stärkerer Reizung die Erregung der Exspiratoren hinzutritt. Die Beobachtungen Rosenthals sind von Schiff bestätigt und insofern erweitert worden, als er darauf hinwies, dass zwischen sehr vielen andern sensibeln Nerven und den Inspirationsnerven solche Hemmungsreflexe existiren. Dies ist namentlich bei Kaninchen und Meerschweinchen an allen Hautnerven nachzuweisen. Schiff selbst erklärt die Erscheinungen nach der von ihm aufgestellten Hypothese der Hemmungswirkungen. (Vergl. §. 130).

Dass die in einer bestimmten Zeit aufgenommenen Luftmengen nach der Vagusdurchschneidung trotz der beträchtlichen Verlangsamung der Athmung nicht abnehmen, wies Rosenthal nach, indem er in den Kehlkopf eine Canüle ein-

band, die mit einem gabelig getheilten Rohr in Verbindung stand: das eine dieser Theilungsstücke hatte ein Ventil zur Inspiration, das andere zur Exspiration, und die exspirirte Luft wurde in einem Spirometer aufgefangen *).

In dem Lungengewebe treten nach der Durchschneidung beider Vagi pathologische Veränderungen auf, welche höchst wahrscheinlich den ausnahmslos erfolgenden Tod der Thiere veranlassen. Diese Veränderungen sind doppelter Art: die eine besteht in einem Einsinken der Lunge (atelectasis pulmonum), das stets nur kleine beschränkte Flecke des Parenchyms, aber über die ganze Lunge verbreitet, trifft und das mit einer Blutüberfüllung dieser Flecke verbunden ist, daher es von Schiff als neuroparalytische Hyperämie bezeichnet wurde; die andere Veränderung besteht in einer Entzündung und Exsudation, von der gewöhnlich nur die oberen Lappen nahe den Einmündungsstellen der Bronchien betroffen werden. Die Ursache der ersten Veränderung ist noch unbekannt; die Ursache der zweiten Veränderung liegt nachweislich in fremden Körpern (Mundflüssigkeiten oder Speisemassen), welche durch die gelähmten Luftwege eindringen. Wird nur ein nervus vagus durchschnitten, so sind die Functionsstörungen viel unbeträchtlicher, und die Thiere können am Leben bleiben **).

B. Chemismus der Lungenathmung.

§. 146. Allgemeine Uebersicht der chemischen Vorgänge bei der Athmung.

Die chemischen Vorgänge bei der Athmung bestehen aus zwei Veränderungen: 1) aus den Veränderungen, welche die eingeathmete Luft, und 2) aus den Veränderungen, welche das einströmende Blut in den Lungen erfährt. Beide Veränderungen ergänzen sich. Denn die Umwandlung des Blutes geschieht in Folge seiner Wechselwirkung mit der Luft, und die Umwandlung der Luft geschieht in Folge ihrer Wechselwirkung mit dem Blute. Diese Wechselwirkung aber wird durch den Mechanismus der Respiration stets regulirt.

Die wesentlichen Bestandtheile der Aus- und Einathmungsluft sowie der Blutgase sind dieselben, nämlich Sauerstoff, Stickstoff, Kohlensäure und Wasserdampf; ausserdem enthält die aus- und eingeathmete Luft sehr kleine Mengen von Ammoniak. Diese Gase sind jedoch in der Ein- und Ausathmungsluft und im Blute in sehr verschiedenen Mengen enthalten. Der Kohlensäuregehalt der Ausathmungsluft hat im Vergleich zu demjenigen der Einathmungsluft zugenommen, ihr Sauerstoffgehalt abgenommen, während der Stickstoffgehalt nahezu ungeändert blieb. In den Blutgasen überwiegt der Sauerstoff- und namentlich

*) v. Helmolt, über die reflectorischen Beziehungen des nerv. vagus, Giessen 1856. Budge, Archiv f. path. Anatomie, Bd. 16. Rosenthal, die Athembewegungen u. ihre Beziehungen zum nerv. vagus, Berlin 1862. Schiff, Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre, Bd. 8.

**) Schiff, Archiv für physiol. Heilk., 6. Jahrg. Wundt, Müllers Archiv 1855. Arnsperger, Archiv für pathol. Anatomie, Bd. 9.

der Kohlensäuregehalt sowohl im Vergleich zur In- als zur Exspirationsluft, im gleichen Volum führen sie daher weit weniger Stickgas.

Dem äusseren Gaswechsel zwischen dem Blut und der Atmosphäre entspricht ein innerer zwischen dem Blut und den Geweben. Beide Gaswechsel sind so beschaffen, dass das Blut jeder Gefässprovinz und jedes einzelne Gewebe sich auf der gleichen Zusammensetzung erhalten. Dies geschieht durch den innigen Zusammenhang des Gaswechsels mit dem gesammten Stoffwechsel, bei welchem letzteren die Aufnahme und Abgabe der Stoffe quantitativ und qualitativ einander das Gleichgewicht halten. Die Anfangs- und Endproducte des Gaswechsels, Sauerstoff und Kohlensäure und Wasserdampf, kennzeichnen hauptsächlich den thierischen Stoffwechsel als einen Oxydationsprocess. Die Oxydation, durch welche der eingeathmete Sauerstoff sich mit dem Kohlenstoff und Wasserstoff der Körperbestandtheile zu Kohlensäure und Wasser verbindet, geht jedenfalls zum grössten Theil innerhalb der Gewebe und wahrscheinlich nur zu einem kleinen Theil im Blute selbst vor sich. Die Endproducte des Oxydationsprocesses, welchen der eingeathmete Sauerstoff einleitet, werden aber nur theilweise als Kohlensäure und Wasserdampf durch die Lungen wieder entfernt, ein anderer nicht unbeträchtlicher Theil dagegen durch die übrigen Excrete an die Aussenwelt zurückgegeben. Hierdurch entsteht ein ziemlich constantes quantitatives Missverhältniss zwischen dem eingeathmeten Sauerstoff und dem in der Ausathmungsluft enthaltenen Sauerstoff. Ausserdem sind die Erscheinungen, die der Chemismus der Respiration darbietet, abhängig theils von den Bedingungen des äusseren Gaswechsels (der Beschaffenheit des Blutes und der Lungenluft und der durch den Mechanismus der Respiration herbeigeführten Art des Austauschs zwischen beiden) theils von den Bedingungen des inneren Gaswechsels (den qualitativen und quantitativen Verhältnissen der Ernährung und den auf dieselbe wirkenden Einflüssen).

§. 147. Austausch der Luft- und Blutgase beim Athmen.

Die Veränderung, welche die Luft beim Athmen erfährt, betrifft nur das quantitative Verhältniss der in ihr enthaltenen Gase. Die Kohlensäure nimmt ungefähr um das hundertfache zu, der Sauerstoff um das fünffache ab. Zugleich ist das Volum der ausgeathmeten Luft wegen der höheren Temperatur, die sie mitgetheilt erhält, vergrössert, und sie ist bei dieser Temperatur, die nur wenig unter der Blutwärme steht, fast vollkommen mit Wasserdampf gesättigt. Kühlt man jedoch die ausgeathmete Luft wieder ab bis auf die Temperatur der Einathmungsluft und nimmt man ihr zugleich die Wasserdämpfe, die durch ihre Tension das Volum derselben vergrössern, so wird das ausgeathmete Luftvolum um $^1/_{40}$ bis $^1/_{50}$ kleiner als das eingeathmete gefunden. Die Gasmenge hat also bei der Athmung abgenommen: es wird weniger Gas

ausgeschieden als aufgenommen. Dies rührt davon her, dass mehr Sauerstoff in der Lunge verschwindet als Kohlensäure in derselben frei wird. Im Mittel ist das ausgeschiedene Kohlensäurevolum etwa um $^1/_4$ bis $^1/_5$ kleiner als das aufgenommene Sauerstoffvolum.

Der eingeathmete Sauerstoff wird, wie im §. 122 nachgewiesen wurde, vom Blute, und zwar von den Blutkörperchen, bei weitem zum grössten Theile chemisch gebunden. Indem er theils im Blute selbst theils in den Geweben zu jener Oxydation des in den organischen Bestandtheilen enthaltenen Kohlenstoffs und Wasserstoffs dient, als deren Endproducte Kohlensäure und Wasser auftreten, vermindert sich allmälig seine Menge im Blute. Mit der Verminderung des Sauerstoffs tritt dann in grösserer Menge die Kohlensäure im Blute auf. Sie ist vorzugsweise an das Plasma gebunden und in diesem in einem Zustande enthalten, welcher der bloss mechanischen Absorption näher kommt. Daher können für den Austausch der Kohlensäure die Gesetze der Diffusion zwischen Gasen und Flüssigkeiten (§. 39) als annähernd gültig betrachtet werden, während für die Erklärung des Sauerstoffaustausches eine von dem Blut ausgehende chemische Anziehung angenommen werden muss. Hieraus erklärt es sich, dass die Sauerstoffmenge, die das Blut bei der Athmung aufnimmt, von dem Unterschied seines Sauerstoffgehalts von dem Sauerstoffgehalt der umgebenden Atmosphäre unabhängig ist: wenn man daher ein Thier in Sauerstoffgas athmen lässt, so nimmt es, wie W. Müller gefunden hat, sämmtliches Sauerstoffgas auf. Dagegen ist der Austausch der Kohlensäure abhängig von dem Unterschied in dem Kohlensäuregehalt des Blutes und der umgebenden Atmosphäre. Weil die Theilchen eines und desselben Gases eine abstossende Kraft auf einander ausüben und also ihre Spannung mit ihrer relativen Menge zunimmt, so können wir daher auch sagen: die Abgabe der Kohlensäure aus dem Blute an die umgebende Atmosphäre ist davon abhängig, dass die Kohlensäure der Blutgase eine weit grössere Spannung besitzt als die Kohlensäure der Luft, und die Kohlensäureabgabe wächst mit der Zunahme dieses Spannungsunterschiedes und sinkt mit der Abnahme desselben.

Alle Gase strömen, mit einander in Berührung gebracht, bekanntlich so lange in einander über, bis eine völlig gleichmässige Mischung eingetreten ist, und das nämliche Gesetz gilt für Gase, die an eine Flüssigkeit gebunden sind und mit einem berührenden Luftraum sich austauschen, wie dies in der Lunge thatsächlich stattfindet. Hier enthält das Blut Kohlensäure in grösserer Menge als die Lungenluft, und es muss daher ein Austausch durch die feuchten Capillaren hindurch eintreten. Ueber den Unterschied in der Zusammensetzung der atmosphärischen Luft und der Blutgase, welcher die Ursache dieses Gaswechsels ist, gibt die folgende aus Mittelzahlen entnommene Tabelle Aufschluss, der auch noch die Zusammensetzung der Ausathmungsluft beigefügt ist.

In 100 Volumtheilen sind enthalten:

	Sauerstoff	Stickstoff	Kohlensäure	
in der atmosphärischen Luft	20,81	79,15	0,04	
in den Blutgasen	28,20	7,10	64,70	(Meyer u. Setschenow)
in der Ausathmungsluft	16,03	79,55	4,38	(Brunner u. Valentin)

Da in den Luftwegen ein ähnlicher Spannungsunterschied wie zwischen Blut und Lungen existirt, indem die unteren Partieen derselben immer kohlensäurehaltiger werden, so muss abgesehen von dem durch den Mechanismus der Respiration eingeleiteten Luftwechsel ein immerwährender Austausch mit der atmosphärischen Luft auf dem Wege der Diffusion geschehen.

Weil man früher die sämmtlichen in dem Blut enthaltenen Gase für einfach absorbirt hielt, so glaubte man, dass auch der Austausch des Sauerstoffs nach den gewöhnlichen Absorptionsgesetzen erfolge. Diese Ansicht schien in den Versuchen von Magnus eine Stütze zu haben, welcher fand, dass Blut, welches durch Schütteln mit Sauerstoff dieses Gas aufgenommen hatte, durch Schütteln mit Kohlensäure die letztere aufnahm und dafür Sauerstoff ausschied. Eine solche Verdrängung findet jedoch nur für den bei weitem kleinsten Theil des Sauerstoffs statt. Der grösste Theil desselben, der chemisch gebunden ist, ist in seiner Menge ganz und gar von der aufgenommenen Kohlensäure unabhängig. So fand W. Müller, dass, wenn man ein Thier in einer abgeschlossenen Sauerstoffatmosphäre athmen lässt, der Sauerstoff bis auf die letzte Spur verschwindet, was ja bei einer einfachen Diffusion oder Absorption niemals der Fall sein könnte. Anders verhält es sich mit der Kohlensäure. Je mehr die Menge dieses Gases im umgebenden Luftraum zunimmt, um so weniger nimmt derselbe von der Kohlensäure des Blutes auf, bis endlich, wenn die Kohlensäurespannung aussen und innen gleich geworden ist, der Gasaustausch gänzlich ein Ende hat. Ist aber im umgebenden Raum mehr Kohlensäure als im Blute, so kann, wie W. Müller beobachtet hat, sogar ein umgekehrter Strom entstehen, es kann Kohlensäure aus der Luft in das Blut treten. Ohne Zweifel hat übrigens die Betrachtung des Kohlensäureaustausches als eines Diffusionsprocesses nur eine annähernde Richtigkeit, da, wie aus den neuesten Beobachtungen von Schöffer und Preyer hervorgeht, immerhin der grösste Theil der Kohlensäure als in einer wenn auch sehr losen chemischen Verbindung im Blute enthalten angesehen werden muss *).

Die Menge des aufgenommenen Sauerstoffs und der ausgeschiedenen Kohlensäure ist ziemlich veränderlich. Im Mittel kann die vom erwachsenen Menschen in 1 Stunde aufgenommene Sauerstoffmenge zu 23000 Cub.-Cm. oder ungefähr 34 Grm., die gleichzeitig ausgeschiedene Kohlensäuremenge zu 20000 Cub.-Cm. oder 40 Grm. angenommen werden. Die Grösse des Gasaustauschs wechselt, abgesehen von den nachher zu erörternden physiologischen Verhältnissen, namentlich mit dem Alter. Sie nimmt nach Andral und Gavarret zu bis ungefähr ins dreissigste Lebensjahr und nimmt dann langsam wieder ab.

Wir geben im Folgenden einen Auszug aus der von Valentin nach Andral und Gavarret entworfenen Tabelle.

*) W. Müller, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 33. Schöffer u. Preyer, a. a. O.

Lebensalter	Körpergewicht in Kilogr.	In einer Stunde ausgeschiedene Kohlensäure in Grm.	In 1 Stunde absorbirter Sauerstoff in Gr.
8 Jahre	22,26	18,3	15,6
15 „	46,41	31,9	27,16
16 „	53,39	39,6	33,7
18—20 „	61,26—60,5	41,8	35,5
20—24 „	60,5—68,8	44,7	38,0
40—60 „	68,8—65,5	37,0	31,5
60—80 „	65,5—61,2	33,7	28,7

Nach Brunner und Valentin enthält die Ausathmungsluft im Mittel:

	in 100 Volumtheilen	in 100 Gewichtstheilen.
Kohlensäure	4,380	6,546
Sauerstoff	16,033	17,373
Stickstoff	79,587	76,081

Die Menge des innerhalb 24 Stunden ausgeschiedenen Wasserdampfs soll nach Brunner und Valentin zwischen 288 und 860 Grm. schwanken *).

§. 148. Einfluss der Athmungsbewegungen auf den Gasaustausch.

Der aufgenommene Sauerstoff steht zur ausgeathmeten Kohlensäure unter normalen Verhältnissen, namentlich bei gleichbleibender Zusammensetzung der Einathmungsluft und des Blutes, in constanter Beziehung. Um die Schwankungen des Gasaustauschs bei den Athmungsbewegungen zu verfolgen, genügt daher die Bestimmung der quantitativen Ab- und Zunahme des einen dieser Gase. Der leichteren Nachweisung wegen pflegt man hierzu die Kohlensäure zu wählen. Da während der Dauer einer gewöhnlichen Athmungsbewegung in den Luftwegen durch Diffusion keine gleichmässige Gasmischung eintreten kann, so ist die im Beginne einer Exspiration ausgestossene Luft ärmer an Kohlensäure als diejenige, welche gegen Ende der Exspiration austritt. Dieser Unterschied verschwindet um so mehr, eine je längere Zeit zwischen In- und Exspiration verfliesst, d. h. je länger die Luft in den Luftwegen verweilt, und schon nach 40 Secunden ist nach Vierordt ein solcher Unterschied gar nicht mehr nachweisbar.

Vierordt theilte eine gewöhnliche Exspiration in zwei möglichst gleiche Hälften. Er fand im Mittel in der ersten Hälfte 3,72, in der zweiten Hälfte 5,44 proc. Kohlensäure. Der Kohlensäuregehalt der ganzen Exspiration betrug 4,48 proc.

Aus dem obigen Satze folgt, dass bei einer geringeren Frequenz der Athemzüge, d. h. bei einer längeren Dauer jeder einzelnen Athmung, der Procentgehalt der Ausathmungsluft an Kohlensäure beträchtlicher ist als bei einer grösseren Frequenz der Athemzüge. Da aber im letzteren

*) Valentin, Lehrbuch der Physiologie, Bd. 1.

Fall der Luftwechsel rascher und desshalb die Ausscheidung der Kohlensäure aus dem Blute beschleunigt ist, so wird in Folge einer Erhöhung der Athmungsfrequenz die in einer bestimmten Zeit ausgeschiedene Kohlensäuremenge vergrössert, d. h.: Beschleunigung der Athmungsbewegungen lässt die relative Kohlensäuremenge abnehmen, die absolute aber zunehmen. Hiermit stimmt überein, dass nach Becher bei längerem Zurückhalten der Luft in den Luftwegen die Dichtigkeit der Kohlensäure immer langsamer wächst.

Vierordt, der den Zusammenhang zwischen Frequenz der Athemzüge und Kohlensäuregehalt der Ausathmungsluft zuerst nachwies, variirte willkürlich die Frequenz seiner Athemzüge, indem er zugleich die Beschaffenheit jedes einzelnen möglichst ungeändert liess. Folgende Tabelle gibt über die hierbei beobachteten Veränderungen in der Kohlensäureausscheidung Aufschluss.

Athmungsfrequenz in 1 Min.	In 1 Minute exspirirte CO^2 in Cub.-Cm.	Durch eine Exspiration ausgeschiedene CO^2 in Cub.-Cm.
6	171	28,5
12	216	20,5
24	396	16,5
48	696	14,5
96	1296	13,5

Die in der Luft bei zurückgehaltenem Athem von Becher bestimmten Kohlensäuremengen hat Stefan sehr nahe denjenigen gefunden, welche sich bei der Annahme, dass die Kohlensäure durch Diffusion an die Luft abdunste, theoretisch ergaben.

Zeit des zurückgehaltenen Athems.	Kohlensäure in 100 Vol. Exspirationsluft. gefunden	berechnet.
0 Sec.	3,6	3,0
20 „	5,6	—
40 „	6,3	6,7
60 „	7,2	—
80 „	7,3	7,4
100 „	7,5	—

Das Maximum, welches der Kohlensäuregehalt der Lungenluft erreichen kann, ist nach Stefan = 7,57 Volumprocenten; dieses Maximum wurde also ungefähr nach 100 Sec. erreicht. Hieraus folgt, dass auch erst bei einer Respirationspause von über 100 Sec. eine gleichmässige Mischung der Luft in den Luftwegen eintreten kann. Wenn Vierordt, wie oben angegeben, diese Zeit nur = 40 Sec. gefunden hat, so ist dies daher offenbar nur so zu deuten, dass von 40 Secunden an die Mischungsunterschiede zu klein sind, um mit den gewöhnlichen Hülfsmitteln der Analyse entdeckt werden zu können.

Ausser von der Frequenz und Dauer ist die Ausathmung der Kohlensäure auch abhängig von der Tiefe der Athemzüge, d. h. von der mit jedem Athemzug aufgenommenen Luftquantität. Da in ein grösseres Luftvolum mehr Kohlensäure diffundiren kann als in ein kleines, dabei aber das grössere Luftvolum langsamer gesättigt wird, so nimmt, wenn die übrigen Bedingungen gleich sind, mit der Tiefe der Athemzüge die

absolute Quantität der ausgeathmeten Kohlensäure zu und der relative Gehalt der Ausathmungsluft an Kohlensäure ab.

Auch dies Gesetz ist von Vierordt gefunden. Als Beleg dient die folgende Versuchsreihe desselben, in der die Athmungsfrequenz gleich blieb (12 in der Minute), dagegen das ein- und ausgeathmete Luftvolum verändert wurde.

Kohlensäure in 100 Vol. Exspirationsluft	In 1 Min. exspirirte Luft in Cub.-Cm.	In 1 Min. exspirirte Kohlensäure in Cub.-Cm.
5,4	3000	162
4,5	6000	270
4,0	12000	480
3,4	24000	816 *).

§. 149. Abhängigkeit des Gasaustauschs von der Einathmungsluft und vom Blute.

Abgesehen von der durch die Athmungsbewegungen geschehenden Förderung des Gaswechsels sind, wie in §. 146 angegeben wurde, die den Austausch bewirkenden Kräfte theils mechanische theils chemische. Wie die Veränderung dieser zwei Factoren den Gasaustausch verändert, haben wir jetzt zu betrachten.

Der Einfluss der Luftzusammensetzung auf den Gaswechsel ergibt sich schon aus den in §. 146 angeführten Thatsachen. Da die Sauerstoffaufnahme zum grössten Theil auf einer chemischen Bindung des Sauerstoffs beruht, so bewirken auch Veränderungen des Sauerstoffgehalts der Atmosphäre, so lange nur überhaupt Sauerstoff vorhanden ist, keine beträchtlichen Veränderungen des Gasaustauschs; es wird dadurch nur die Frequenz und Tiefe der Athemzüge beeinflusst, indem der Nachtheil eines geringeren Sauerstoffgehaltes durch häufigere und tiefere Athemzüge sich ausgleicht. Da hingegen für die Ausscheidung der Kohlensäure die Gesetze der Diffusion als massgebend gelten können, so wird die Kohlensäureausscheidung aus dem Blute um so mehr gehemmt, je mehr Kohlensäure die Einathmungsluft enthält, bis endlich der Gasaustausch gänzlich stille steht. In kohlensäurefreien Gasen dagegen muss, da ebenfalls nach den Diffusionsgesetzen ein Gas in andere Gase wie in den luftleeren Raum strömt, die Ausscheidung der Kohlensäure aus dem Blute immer sich gleich bleiben, welches auch die Zusammensetzung jener Gase sei. Natürlich aber wird diese Regel ihre Gültigkeit verlieren, wenn das Gas chemisch verändernd auf das Blut einwirkt.

Unter den physikalischen Eigenschaften der Einathmungsluft ist namentlich die Temperatur von erheblichem Einflusse. Erniedrigung der Lufttemperatur bewirkt eine Erhöhung der Kohlensäureausscheidung. Unsicherer ist der Einfluss der Druckveränderungen

*) Vierordt, Physiologie des Athmens, Karlsruhe 1845. Becher, Mittheilungen der Züricher naturforschenden Gesellschaft, 1855. Stefan, Wiener Sitzungsberichte, Bd. 27.

(des Barometerstandes). Nach Einigen soll Vergrösserung des Luftdrucks ebenfalls die Kohlensäureausscheidung vermehren.

Die bisherigen Beobachtungen über die Veränderungen des Gasaustauschs mit dem Wechsel der Einathmungsluft sind noch ziemlich ungenügend. Diejenigen Gase, die eine vergiftende Wirkung äussern, verändern natürlich auch die Gasausscheidung. Man bezeichnet dieselben als positiv schädliche Gase, weil sie nicht durch den Sauerstoffmangel in der Einathmungsluft sondern durch ihre positiv schädlichen Eigenschaften die Athmung stören und endlich den Menschen tödten. Hierher gehört z. B. Schwefelwasserstoff, Arsenwasserstoff, Stickoxydul. Letzteres Gas soll nach Davy und Zimmermann vermehrte Kohlensäureausscheidung zur Folge haben, was vielleicht eine Folge der durch dieses Gas eintretenden Beschleunigung des Blutlaufs und der Athmungsbewegungen ist. Zu den positiv schädlichen Gasen gehört ferner die Kohlensäure. Sie wirkt narkotisirend und hebt dadurch die Athmungsbewegungen auf. Das Kohlenoxydgas wirkt nach L. Meyer u. A. tödlich, indem es den Sauerstoff aus dem Blute verdrängt und dieses verhindert weiteren Sauerstoff von aussen aufzunehmen. Negativ schädliche Gase sind das Stickstoff- und das Wasserstoffgas. Beide sind, wie es scheint, ohne jeden Einfluss auf die Kohlensäureausscheidung. Wenigstens ist die früher behauptete Verminderung der Kohlensäureausscheidung bei vermehrtem Stickstoffgehalt der Atmosphäre zweifelhaft. In einem Gemenge von Wasserstoff und Sauerstoff aber geht nach Regnault und Reiset die Athmung ebenso von statten wie in atmosphärischer Luft. Eine Vermehrung des Sauerstoffgehalts der Einathmungsluft lässt gleichfalls die Athmung unverändert. Nach Regnault und Reiset sowie nach W. Müller wird in reinem Sauerstoff nicht mehr und nicht weniger Kohlensäure ausgeschieden als in gewöhnlicher Luft *).

Der Gasgehalt des Blutes ist bis jetzt vorzüglich nur hinsichtlich seines Einflusses auf die Ausscheidung der Kohlensäure untersucht. Je mehr Kohlensäure im Blute angehäuft ist, um so mehr muss die Ausscheidung derselben beschleunigt werden. Die Unterschiede in dem Gasgehalt des Blutes unter verschiedenen physiologischen Verhältnissen können daher, ausser durch die directe Blutgasanalyse, nach Becher annähernd auch dadurch ermittelt werden, dass man immer ein gleich grosses Luftvolum eine gleich lange Zeit in der Lunge zurückhält. Der verschiedene Grad des Kohlensäuregehalts, den man in dieser Luft vorfindet, kann dann nur auf den verschiedenen Kohlensäuregehalt des Blutes bezogen werden.

Da das mit der Lungenluft in Berührung befindliche Blut bewegt ist und unter einem fortwährenden Druck sich befindet, so muss beides die Abscheidung der Kohlensäure beeinflussen. Beschleunigung des Blutstroms muss, weil in einer gegebenen Zeit mehr Bluttheilchen mit der Luft in Berührung kommen, die Kohlensäureausscheidung vermehren. Dieselbe Wirkung muss ein erhöhter Blutdruck ausüben, weil durch

---

*) L. Meyer, Zeitschr. f. rat. Med., 3. R. Bd. 5. Valentin, W. Müller, a. a. O.

denselben (in Folge der Ausdehnung der Gefässwände) die Berührungsfläche zwischen Blut und Luft und ausserdem der Druck, unter welchem die Kohlensäure im Blut steht, vergrössert wird.

Durch die in §. 148 angeführten Versuche von Becher wird bewiesen, dass der Kohlensäuregehalt des Blutes ein schwankender ist, dass also die Kohlensäure nicht etwa in dem Masse als sie im Lungenblut sich anhäuft auch wieder nach aussen (durch Veränderung der Athmungsfrequenz und der Diffusion) abgegeben wird, sondern dass die Ausscheidung langsamer steigt als die Anhäufung. Die Ursachen dieser Schwankungen werden im nächsten §. erörtert. Die Einflüsse der Steigerung der Blutgeschwindigkeit und des Blutdrucks auf die Kohlensäureausscheidung konnten bisher noch nicht losgelöst von allen andern Einflüssen, namentlich der vermehrten Oxydation kohlehaltiger Stoffe, untersucht werden. Die oben a priori ausgesprochenen Sätze sind demnach auch noch nicht empirisch bestätigt.

§. 150. Einfluss der Ernährung und der Muskelbewegungen auf den Gasaustausch.

Die Zusammensetzung und somit auch der Gasgehalt des Blutes ist abhängig einerseits von den durch die Ernährung demselben zugeführten Stoffen anderseits von den durch die Functionen der verschiedenen Organe in ihm sich anhäufenden Zersetzungsproducten; unter diesen Functionen aber nehmen die Leistungen der willkürlichen Muskeln die wichtigste Stelle ein. Die Ernährung und die Muskelbewegungen sind daher als entferntere Ursachen auf den Gaswechsel bei der Athmung von Einfluss.

Im Allgemeinen wächst die Menge der ausgeathmeten Kohlensäure mit der Menge des in der Nahrung aufgenommenen Kohlenstoffs. Unter den kohlenstoffreichen Nahrungsmitteln aber veranlassen die mehr Sauerstoff enthaltenden Kohlenhydrate eine beträchtlichere Kohlensäureausscheidung als die sauerstoffärmeren Fette und Albuminate. Dies hat wahrscheinlich darin seinen Grund, dass der in den Kohlenhydraten enthaltene Sauerstoff für die Oxydation ihres Wasserstoffs zu Wasser genügt, so dass die gesammte eingeathmete Sauerstoffmenge für die Verbrennung des Kohlenstoffs zu Kohlensäure verwendet werden kann, während bei den weniger Sauerstoff enthaltenden Albuminaten und Fetten zunächst Oxydationsproducte entstehen, die sauerstoffärmer sind als die Kohlensäure und in die andern Excrete übergehen.

Die Aufnahme von Nahrung bewirkt im Allgemeinen alsbald eine Steigerung der Kohlensäureausscheidung. Diese Steigerung beginnt sehr kurz nach der Nahrungsaufnahme und erreicht nach 2 bis 3 Stunden ihr Maximum. Die täglichen Schwankungen des Gaswechsels, die von Vierordt genauer verfolgt wurden, sind von dieser durch die Nahrungsaufnahme veranlassten Steigerung bedingt. Bei der Beschränkung auf einzelne Nahrungs- oder Genussmittel kann jedoch statt der Steigerung auch eine Verminderung der Kohlensäureausscheidung eintreten. Eine

solche Veränderung hat Smith namentlich nach dem Genuss von Fett und einigen Alkoholarten beobachtet.

Eine sehr beträchtliche Verminderung des Gaswechsels tritt bei der Nahrungsentziehung ein; wenn dieselbe zum Hungertod führt, so sinkt besonders gegen das Ende des Lebens die Kohlensäureausscheidung mit grosser Geschwindigkeit.

Damit dass die Kohlenhydrate Sauerstoff und Wasserstoff in dem Verhältniss des Wassers enthalten und also sämmtlicher aufgenommene Sauerstoff zur Verbrennung ihres Kohlenstoffs verwendet werden kann, hängt es zusammen, dass bei der ausschliesslichen Fütterung mit Kohlenhydraten der sämmtliche eingeathmete Sauerstoff in der ausgeathmeten Kohlensäure wieder erscheint, während bei allen übrigen Nahrungsstoffen ein Mehr von Sauerstoff verschwindet. Nach den neueren Beobachtungen von E. Smith ist jedoch das Verhalten der einzelnen Kohlenhydrate ein etwas verschiedenes. So fand derselbe durch Zucker und die verschiedenen stärkehaltigen Nahrungsmittel (Getreidemehl, Kartoffeln) allerdings die Kohlensäureausscheidung vermehrt, durch reine Stärke aber blieb sie unverändert. Diese Beobachtung ist noch vollkommen räthselhaft. Ebenso besitzen wir keine Anhaltspunkte zur Erklärung der meisten andern von Smith angeführten Erfahrungen. Während frühere Beobachter (Prout, Vierordt) nach dem Genuss geistiger Getränke, des Thees und der ätherischen Oele eine Verminderung der Kohlensäureausscheidung sahen, gibt Smith an, dass Thee, Kaffee, Cichorien, Kakao, Alkohol, Rum, Ale die Kohlensäureausscheidung steigern, und dass nur einige besondere Alkoholsorten (Brandy und Genevre) dieselbe vermindern. Wenn ferner Caseïn, Albumin, Fibrin und Leim im Gegensatz zu den Fetten schwach vermehrend auf die Kohlensäureausscheidung wirken, so lässt sich dies daraus erklären, dass die Wasserstoff- und Stickstoffatome dieser Körper nur zum Theil oxydirt werden und daher bei weitem nicht dieselbe Menge Sauerstoff erfordern wie die Fette.

Die von Vierordt in den einzelnen Tageszeiten an sich selbst gefundenen Minutenmittel ausgeschiedener Kohlensäure lassen sich durch nebenstehende Cuver darstellen (Fig. 52). In derselben bezeichnet die Abscissenlinie die Tageszeiten, auf ihr sind die Volumina der ausgeschiedenen Kohlensäure als senkrechte Ordinaten errichtet. Die Curve beginnt bei a mit einem Werth von 261 Cub.-Cm., steigt bei b auf 281, sinkt dann bei c auf 241, erreicht bei d ihr Maximum von 291 und sinkt endlich bei e auf 226 Cub.-Cm. Es fand eine zweimalige Nahrungsaufnahme statt, vor 9 Uhr ein Frühstück, um $1^1/_2$ Uhr das Mittagessen. Die Curve, welche die Volumina der exspirirten Luft angibt, ententspricht in ihrem Verlauf ziemlich vollständig dieser Kohlensäurecurve. Für den relativen Kohlensäuregehalt des Blutes zu den verschiedenen Tageszeiten erhielt Becher einen ähnlichen Verlauf. Seine Beobachtungen weichen nur darin von denjenigen Vierordt's ab, dass bei ihm das Maximum der Kohlensäurebildung nach der Mahlzeit etwa um eine Stunde

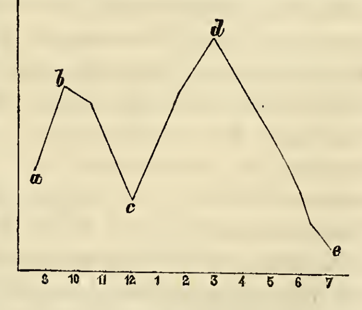


Fig. 52.

später fällt. Ob diese Abweichung auf individueller Verschiedenheit beruht oder einen andern Grund hat, lässt sich bis jetzt nicht entscheiden *).

Durch Muskelbewegungen wird die Ausscheidung der Kohlensäure, so beträchtlich vermehrt, dass sie nach Smith bis auf das dreifache ihrer sonstigen Grösse sich erheben kann. Länger andauernde Muskelanstrengungen hinterlassen nach Vierordt noch stundenlang eine gesteigerte Respirationsthätigkeit. Entsprechend dieser Vermehrung des Gaswechsels vergrössert sich auch die Zahl und die Tiefe der Athemzüge.

Dass die Kohlensäureausscheidung mit der Muskelthätigkeit zunimmt, wurde schon von Scharling, Vierordt und andern Beobachtern nachgewiesen. Erst die Versuche von Smith sind aber ihrer Methode nach geeignet über die quantitativen Verhältnisse der Kohlensäureausscheidung sowie des Gaswechsels überhaupt Aufschluss zu geben. Smith wandte nämlich einen tragbaren Apparat an, mittelst dessen die eingeathmete Luftmenge (durch eine an einer Gesichtsmaske befindliche Gasuhr) sowie die ausgeathmete Kohlensäuremenge beim Menschen während längerer Ortsbewegungen bestimmt werden konnten. Die auf diese Weise bei verschiedener Muskelarbeit erhaltenen Resultate wurden schon in §. 63, S. 138, mitgetheilt **).

Die Veränderungen des äusseren Gaswechsels bei der Muskelarbeit sind bedingt durch solche zwischen den Muskeln und dem Blute. Ueber die letzteren vgl. die Physiologie der Muskelfaser.

2. Die Hautathmung und der Gesammtgaswechsel.

§. 151. Hautathmung.

Der durch die Haut stattfindende Gaswechsel gleicht qualitativ vollständig demjenigen durch die Lunge, aber quantitativ unterscheidet er sich beträchtlich von ihm. Durch die Haut wird weit mehr ausgeschieden als aufgenommen. Diese Mehrausscheidung kommt aber wahrscheinlich allein auf Rechnung des Wasserdunstes, indem die in 24 Stunden durch die Haut abdunstende Wassermenge 500 bis 800 Grm. beträgt. Im Vergleich zu dieser Quantität ist die Aufnahme und Absonderung der eigentlichen Gase, des Sauerstoffs, der Kohlensäure und des Stickstoffs, überhaupt fast verschwindend. So schwankte nach Regnault und Reiset die von einem Hunde in 24 Stunden ausgeschiedene Menge Kohlensäure zwischen 1 und 2 Grm. Eine Aufnahme von Sauerstoff durch die Haut kann mit grosser Wahrscheinlichkeit aus der procentischen Zusammensetzung der Perspirationsluft erschlossen werden. Ob Stickgas durch die Haut aufgenommen oder ausgeschieden wird, ist zweifelhaft.

---

*) Vierordt, Physiologie des Athmens. Smith, philosophical transactions, 1859 u. philosoph. magazine, 4. ser. vol. XVIII. Becher, a. a. O.

**) Scharling, Liebigs Annalen Bd. 45. Vierordt, a. a. O.

Von der Veränderung des Sauerstoff-, Stickstoff- und Kohlensäuregehaltes der Luft gibt die folgende Vergleichung der Zusammensetzung der atmosphärischen Luft, und der nach einer 8stündigen Versuchsdauer vom Hunde gewonnenen Perspirationsluft eine Anschauung.

	Sauerstoff	Stickstoff	Kohlensäure
Atmosphärische Luft	20,81	79,15	0,04
Perspirationsluft vom Hunde	20,76	78,97	0,27

(nach Regnault und Reiset)

Die Methoden zur Untersuchung der Hautathmung haben grosse Schwierigkeiten, da sie leicht Bedingungen einführen, durch welche der Gaswechsel abnorm wird. Dies geschieht z. B. bei der Einbringung des ganzen Körpers mit Ausschluss des Kopfes oder auch nur eines einzelnen Körpertheils in einen luftdichten Verschluss. Die nach diesem Princip angestellten älteren Versuche von Lavoisier und Séguin sowie die neueren von Gerlach sind daher ziemlich unsicher. Fehlerfreier sind die Methoden von Regnault und Reiset sowie von Scharling. Die Ersteren schlossen die Thiere, den Kopf ausgenommen, in einen luftdichten Sack ein und leiteten durch denselben einen Luftstrom. Scharlings Versuche beim Menschen bezweckten nur die Kohlensäureausscheidung in Rücksicht zu ziehen. Die zu untersuchende Person wurde in einen Kasten gesetzt und vor das Gesicht derselben wurde eine luftdicht schliessende Maske gebracht, von der aus ein Athmungsrohr nach aussen gieng. Die in dem Kasten sich anhäufende Kohlensäure wurde an Alkali gebunden und so gewogen. Aus den Versuchen von Regnault und Reiset sowie von Scharling ergeben sich in Bezug auf das Verhältniss der durch die Haut ausgeathmeten zu der durch die Lungen ausgeathmeten Kohlensäure folgende Zahlen:

Verhältniss der Haut- zur Lungenathmung, letztere = 1 gesetzt

Huhn	0,0047—0,018	Regnault und Reiset
Kaninchen	0,0102—0,0173	„
Hund	0,0035—0,0041	„
Mensch	0,0089—0,0102	Scharling.

Ueber die Veränderungen des durch die Haut stattfindenden Gaswechsels unter verschiedenen physiologischen Bedingungen ist fast nichts bekannt. Mit steigender Temperatur nimmt die Wasserausscheidung sehr beträchtlich zu, besonders nach der Aufnahme grösserer Wassermengen in die Verdauungswege. Nach Gerlach nimmt auch die Kohlensäureausscheidung mit der Temperatur zu, ebenso soll dieselbe in Folge von Muskelanstrengungen vermehrt werden *).

§. 152. Gesammtgaswechsel.

Der Sauerstoff ist das einzige Gas, welches gewöhnlich aus der Atmosphäre aufgenommen wird; nur bei länger dauerndem Hungern verschwinden auch sehr geringe Mengen von Stickstoff (wahrscheinlich theils durch die Lungen theils durch die Haut). Dagegen werden an die Atmo-

*) Gerlach, Müller's Archiv 1851, Regnault et Reiset, annales de chimie et de physique, t. XXVI. Scharling, Journal f. prakt. Chemie Bd. 36.

sphäre abgegeben Kohlensäure, Wasserstoff, Stickstoff, Kohlenwasserstoff (Grubengas), vielleicht auch Ammoniak und Schwefelwasserstoff. Unter diesen Ausscheidungsproducten ist übrigens bloss die durch Lungen und Haut ausgeschiedene Kohlensäure constant, am häufigsten kommt neben ihr Wasserstoff und Kohlenwasserstoff vor, welche beide aus dem Darmkanal stammen. (Vgl. über die Darmgase §. 100.)

Auf die Intensität des Gesammtgaswechsels ist das Körpergewicht von Einfluss. Nach Regnault und Reiset steigt die Gesammtmenge des eingeathmeten Sauerstoffs und der ausgeschiedenen Kohlensäure mit dem Körpergewicht, jedoch nicht vollkommen demselben proportional sondern langsamer; kleine Säugethiere haben daher auch einen relativ intensiveren Gaswechsel als grössere. Hauptsächlich abhängig ist der Gesammtgaswechsel von der Nahrung. Die Verhältnisse der Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe bei wechselnder Ernährung sind bei Gelegenheit der Lungenathmung bereits betrachtet worden. Stickstoff scheint bei hinreichender Ernährung immer ausgeschieden zu werden, jedoch am meisten bei Fleischkost. Die Unterdrückung der Hautathmung ändert nach Regnault und Reiset den Gesammtgaswechsel nicht, der hierdurch entstehende Ausfall muss also durch eine erhöhte Thätigkeit der Lunge gedeckt werden. Geringe Schwankungen in der Zusammensetzung der äussern Luft, namentlich Aenderungen im Kohlensäure- und Sauerstoffgehalt, üben nach Regnault und Reiset keinen merklichen Einfluss auf den Gesammtgaswechsel aus.

Zur Untersuchung des Gesammtgaswechsels brachten Berthollet und Legallois Thiere in einen abgesperrten Luftraum, liessen dieselben so lange darin athmen bis Erstickungszeichen sich einstellten und untersuchen dann die Veränderung, welche die Luft erfahren hatte. Die so erhaltenen Resultate sind natürlich unvollkommen, weil die Zusammensetzung der Luft, in der das Thier athmet, sich fortwährend ändert. In den Apparaten von Marchand, Scharling, Regnault und Reiset, Pettenkofer wird, um dies zu vermeiden, die Luft fortwährend erneuert. Am vollkommensten leistet dies der Apparat von Regnault und Reiset, in welchem nicht nur die ausgeschiedene Kohlensäure, sondern auch der aufgenommene Sauerstoff bestimmt wird, doch ist derselbe nur bei Thieren anwendbar. Der Apparat besteht aus dem Behälter A, in welchen das zum Versuch benützte Thier eingeschlossen wird, aus einer mit Sauerstoff gefüllten Flasche B und aus den beiden Recipienten D und E zur Aufnahme der entwickelten Kohlensäure. Der in dem Gefäss B enthaltene Sauerstoff ist vermittelst der in ein Wasserbecken mündenden Röhre a dem Druck einer Atmosphäre ausgesetzt, und dadurch wird in dem Masse, als in A durch das Verschwinden des Sauerstoffs der Druck dieses Gases geringer wird, das Gas von B nach A ausgetrieben. Als Recipienten für die austretende Kohlensäure dienen die beiden communicirenden Gefässe D und E. Dieselben werden durch ein Uhrwerk abwechselnd auf- und abwärts bewegt Geht D in die Höhe, so fällt darin das Niveau, und es entsteht in Folge dessen ein Luftstrom aus dem obern Theil von A durch d nach D. Geht E in die Höhe, so entsteht hingegen ein Luftstrom aus dem untern Theil von A durch e nach E. Auf diese Weise wird also die Luft

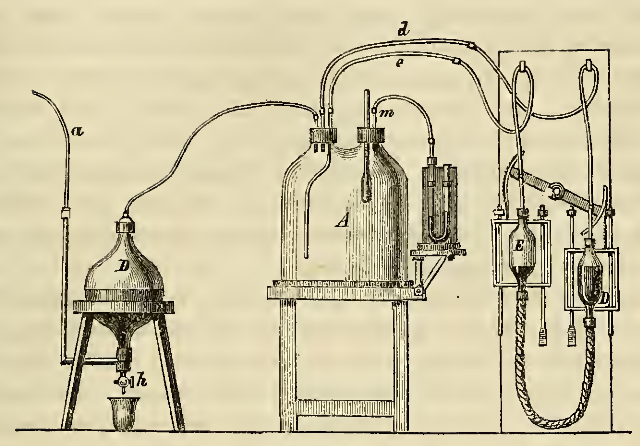


Fig. 53.

unter der Glocke A beständig erneuert. Bei m befindet sich an der Glocke ein Thermometer und ein Manometer. Man regulirt den Druck in dem Athmungsraum durch den Hahn h oder durch Einschütten von Wasser in das über a befindliche Wasserbecken so, dass das Quecksilber in beiden Schenkeln des Manometers gleich hoch steht. Am Schluss des Versuchs wird die aus B verschwundene Sauerstoffmenge gemessen und die exhalirte Kohlensäuremenge durch Wägen von D und E bestimmt. Der Pettenkofer'sche Respirationsapparat besteht in einem kleinen Zimmer aus Eisenblech, aus welchem durch zwei mittelst einer Dampfmaschine getriebene Saugpumpen die Luft ausgesogen wird. Das Einströmen der Luft geschieht theils durch undichte Stellen an der Thür theils durch Ventile, die den Abzugskanälen gegenüber liegen. Die Menge der ausgesogenen Luft wird durch eine Gasuhr gemessen. Gleiche Bruchtheile der ein- und ausströmenden Luft werden mittelst Aspiratoren durch Schwefelsäure und durch Barytwasser geführt, um den Wasser- und Kohlensäuregehalt zu bestimmen. Dieser Apparat ist von Pettenkofer und Voit angewandt worden, das Verhältniss der gasförmigen Endproducte des Stoffwechsels zu der aufgenommenen Nahrung und zu den übrigen Ausscheidungen unter verschiedenen Verhältnissen zu bestimmen. Vergl. die Physiologie des Gesammtstoffwechsels, §. 171.*).

V. Die Absonderungen.

§. 153. Uebersicht und Eintheilung.

Absonderungen oder Secrete nennen wir die durch Membranen oder besondere Absonderungsorgane (Drüsen) aus dem Blute ausgeschiedenen Materien. Ein grosser Theil der Absonderungen ist im Vorangegangenen schon betrachtet. Namentlich sind alle jene Absonderungen,

*) Regnault et Reiset, a. a. O. Pettenkofer, Annalen der Chemie u. Pharmacie, 1862, 2. Supplementbd.

welche für den Organismus noch eine Function haben (wie die Verdauungssecrete, die Lymphe) bei der betreffenden Function erledigt worden, andere (wie die Secrete der Geschlechtsorgane) werden später noch erörtert werden. Die Absonderung der Gase wurde, weil dieselbe mit der Gasaufnahme in innigstem Zusammenhang steht, mit dieser im vorigen Capitel abgehandelt. Wir haben daher hier zunächst nur die sämmtlichen Absonderungen zu classificiren, sodann aber unter ihnen bloss diejenigen einer näheren Betrachtung zu unterwerfen, die eine solche bisher noch nicht gefunden haben.

Wir können die Secrete nach ihrer Bildung und nach ihrer Function classificiren. Ihrer Bildung nach theilen wir die Absonderungen 1) in solche, die durch unmittelbare Transsudation aus dem Blute entstehen, hierher gehören die serösen Transsudate, die Parenchymsäfte, die Lymphe, die durch die Haut geschehende Gasaussonderung, und 2) in solche, die durch besondere Absonderungsorgane aus dem Blute gebildet werden, hierher gehören alle Drüsensecrete, nämlich die Kohlensäureabsonderung der Lungen, die Speichelabsonderungen, Schleimabsonderungen, die Schweiss- und Hauttalgabsonderung, die Gallenabsonderung, Magen- und Darmsaftabsonderung, Milchabsonderung, Harnabsonderung. Unter den letzteren nähern sich diejenigen Secrete, die vorzugsweise im Blute schon vorhandene Stoffe sogleich oder nach geringer Umwandlung nach aussen führen (wie die Lungen- und Nierenabsonderung) den unmittelbaren Transsudaten. Doch ist von ihnen zu jenen Drüsensecreten, die aus den Blutbestandtheilen vorzugsweise neue Stoffe bilden (wie Galle, Speichel, Magensaft u. s. w.) ein allmäliger Uebergang.

Nach ihrer Function zerfallen die Absonderungen 1) in solche, die im Haushalt des Organismus noch zu bestimmten Zwecken verwendet werden, Secrete im engeren Sinn, und 2) in solche, die bloss zur Ausscheidung der zersetzten Gewebsbestandtheile aus dem Körper bestimmt sind, Aussonderungen oder Excrete. Zu den ersteren gehören die serösen Transsudate, die Parenchymsäfte, die Lymphe, die in die Verdauungswege sich ergiessenden Secrete, zu den letzteren die Absonderungen der Lungen und der Nieren sowie die Milch. Diese nimmt gleichsam eine Mittelstellung ein zwischen der ersten und zweiten Classe der Absonderungen, da sie für den eigenen Haushalt des Organismus zwar verloren ist, aber ausserhalb desselben, für einen andern Organismus, noch eine wichtige Function hat.

Wir halten uns im Folgenden an den ersten Eintheilungsgrund und betrachten hiernach

1) die Transsudate,
2) die Drüsensecrete.

1. Die Transsudate.

§. 154. Seröse Transsudate.

Als seröse Transsudate bezeichnen wir die in die Höhlen der serösen Häute abgesonderten Flüssigkeiten. Sie sind sämmtlich in ihrer Zusammensetzung qualitativ gleich, d. h. sie enthalten dieselben Stoffe wie das Blutplasma, sie unterscheiden sich aber von demselben durch das quantitative Verhältniss dieser Stoffe. Die einzelnen Transsudate (des Herzbeutels, des Peritonealsacks, der Gelenkhöhlen u. s. w.) sind nicht vollkommen constant in ihrer Zusammensetzung. Sie unterscheiden sich stets von dem Blutplasma durch ihren grösseren Wassergehalt und durch ihren geringeren Gehalt an Albuminaten, während dagegen die Salze in wenig veränderter Menge aus dem Plasma in die Transsudate übergehen. Am reichsten an Albumin ist das Transsudat der Pleura, dann folgen in absteigender Reihe die Transsudate des Peritoneums, der Hirnhöhlen, des Unterhautzellgewebes. Jedes einzelne ändert seine Zusammensetzung mit der Schnelligkeit der Blutbewegung, indem, sobald die letztere stockt, die Transsudate albuminhaltiger werden und zugleich erst dann meistens Fibrin in denselben auftritt.

Eine Uebersicht über die verschiedene Zusammensetzung der wichtigsten Transsudate im Vergleich mit dem Blutplasma gibt die folgende Tabelle.

	Blutplasma (nach C Schmidt)	Cerebrospinal-flüssigkeit (nach F. Hoppe)	Pericardial-flüssigkeit (nach v. Gorup-Besanez)	Peritoneal-flüssigkeit (Hydrops-Ascites, nach Vogel)	Fruchtwasser (nach Scherer)	
Wasser	90,15	98,74	95,51	94,60	99,14	proc.
Feste Stoffe	9,84	1,25	4,48	5,40	0,86	„
Fibrin	0,80	—	0,08	—	—	„
Albumin	} 8,19	0,16	2,46	3,30	0,08	„
Extractivstoffe	}	} 1,05	1,26	1,30	0,06	„
Anorganische Salze		}	0,66	0,08	0,71	„

Einige der in dieser Tabelle aufgeführten Flüssigkeiten, namentlich die Peritonealflüssigkeit, sind jedoch keine Secrete, da dieselben nur bei excessiver Absonderung in zur Analyse hinreichender Menge sich erhalten lassen.

Zu den unmittelbaren Transsudaten können auch die Parenchymsäfte gerechnet werden, d. h. jene Flüssigkeiten, die in den Capillaren aus dem Blute austreten, um zur Ernährung der Gewebe zu dienen. Eine nähere Untersuchung dieser Parenchymsäfte, wobei das Transsudat einerseits von dem schon aus demselben entstandenen Gewebe und anderseits von dem Blute, aus welchem es hervorgeht, getrennt würde, ist jedoch unmöglich, da das Auspressen der Gewebe die einzige Methode ist ihre Parenchymsäfte zu erhalten. Was sich hiernach über die Beschaffenheit der Parenchymsäfte aussagen lässt, wird jedesmal bei der Function des betreffenden Gewebes abgehandelt.

2. Die Drüsensecrete.

A. Milchabsonderung.

§. 155. Physikalische und chemische Eigenschaften der Milch.

Die Milch ist das Secret der Brust- oder Milchdrüsen, welches, da die Brustdrüsen beim männlichen Geschlechte verkümmern, in der Regel nur von den Brustdrüsen des Weibes, und auch von diesen bloss in der Zeit während der Schwangerschaft und nach der Geburt, abgesondert wird. Die Brustdrüse ist ein Aggregat traubenförmiger Drüsen, die in den Endbläschen von einem polygonalen, in den grösseren Gängen von einem cylindrischen Epithel ausgekleidet sind. Jede einzelne Drüse mündet mit einem Gang, der sich zuvor zu einem kleinen Säckchen erweitert, auf der Brustwarze, welche letztere durch glatte Muskelfasern contractil ist. Die Milch ist gleich dem Blute eine Emulsion, d. h. sie enthält eine Menge körperlicher Elemente in einer Flüssigkeit suspendirt, sie ist daher wie das Blut undurchsichtig, aber, da die Flüssigkeit und die in ihr suspendirten Elemente ungefärbt sind, so erscheint sie (ähnlich einer Oelemulsion) in weisser Farbe. Das specifische Gewicht der Milch steht wenig über demjenigen des Wassers, es schwankt zwischen 1,018 und 1,045.

Die in der Milch vorkommenden Formelemente sind die Milchkügelchen und die Colostrumkörperchen. Die Milchkügelchen (Fig. 54a) sind von sehr wechselnder Grösse, im Mittel haben sie einen Durchmesser von $^1/_{250}'''$, doch kommen in der Milch feinste, nicht mehr messbare Molecularkörnchen vor, die in ihrer Beschaffenheit von den Milchkügelchen nicht wesentlich verschieden sind (Fig. 54). Beide bestehen aus einer Hülle von Caseïn und einem fettreichen Inhalt. Die Colostrumkörperchen (Fig. 54b) dagegen sind grössere Gebilde bis zu $^1/_{40}'''$ Durchmesser. Oft erscheinen dieselben bloss als Conglomerate von Fettkügelchen, oft aber lassen sie ausserdem eine Hülle und einen Kern erkennen. Sie finden sich besonders reichlich bis zum 3. — 4. Tag nach der Geburt, später verschwinden sie. Die Colostrumkörperchen sind nichts anderes als die abgestossenen Epithelzellen der Drüsenbläschen, die in verschiedenen Stadien der Verfettung und des Verfalls begriffen stehen. Die Milchkügelchen dagegen sind keine Zellen, sondern sie sind aus dem Zerfall der Colostrumkörperchen hervorgegangene Fetttröpfchen, um die sich eine gerinnende Caseïnhülle gebildet hat.

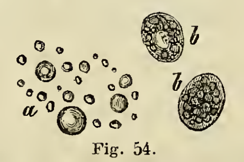


Fig. 54.

Die Milch hat eine bald alkalische, bald neutrale, bald schwach saure Reaction. Letztere trifft man namentlich in der Milch der Fleisch-

fresser an, sie rührt ohne Zweifel von freier Milchsäure her. Die constanten Bestandtheile der Milch sind: Wasser, Caseïn, Albumin, Milchzucker, Fette, Extractivstoffe und Salze, ausserdem enthält sie stets nicht unbeträchtliche Mengen von Kohlensäure, geringere Mengen Stickstoff und Sauerstoff absorbirt. Von diesen Stoffen bilden das Wasser, die Salze, die Extractivstoffe und der Zucker vorzugsweise die Bestandtheile der Flüssigkeit, in welcher die Milchkügelchen schwimmen, ebenso findet sich das Albumin in derselben gelöst, während hingegen das Caseïn und die Fette fast ausschliesslich den Milchkügelchen zukommen. Doch sind die letzteren natürlich auch von Wasser und Salzen durchtränkt, und anderseits findet sich in der Flüssigkeit Fett und eine geringe Menge von gelöstem Caseïn. Ob die Milchsäure als ein constanter Bestandtheil der Milch zu betrachten sei, ist ungewiss, jedenfalls sind grössere Mengen derselben immer erst aus der Gährung des Milchzuckers entstanden. Die Fette der Milch sind die gewöhnlichen, Stearin, Palmitin und Oleïn, ausserdem die Glyceride der Caprin-, Capryl-, Capron- und Buttersäure.

Die Zusammensetzung der Milch ändert sich ziemlich beträchtlich. Die während der Schwangerschaft erzeugte Milch, das Colostrum, enthält mehr Wasser und weniger feste Stoffe, unter diesen namentlich auch weniger Milchzucker, gar kein Caseïn, wohl aber Albumin, der Gehalt an Fetten scheint ebenfalls später zuzunehmen. Mit dem Auftreten des Caseïn verschwindet das Albumin fast gänzlich aus der Milch, doch sind nach Hoppe Spuren davon immer in ihr nachweisbar.

Folgendes ist die Zusammensetzung der menschlichen Milch im Mittel aus 89 Analysen von Vernois und Becquerel.

Wasser	88,90	proc.
Feste Stoffe	16,31	„
Caseïn	3,92	„
Butter	2,66	„
Milchzucker	4,36	„
Salze	0,13	„

Die Gase der Milch fand Hoppe folgendermassen zusammengesetzt: in 100 Vol. Gas waren 55,15 Vol. Kohlensäure, 40,56 Stickstoff und 4,29 Sauerstoff. Wird die Milch einige Zeit der Luft ausgesetzt, so gibt sie Kohlensäure ab und nimmt Sauerstoff auf. Hoppe glaubt, dass unter dieser Sauerstoffeinwirkung aus dem Caseïn sich Fett erzeuge. Unter den Salzen überwiegen Chlorkalium und überhaupt Kalisalze gegenüber den Natronsalzen; ebenso sind in der Milchasche ziemliche Mengen von Phosphorsäure und von Kalk enthalten. In der Zusammensetzung nähert sich also die Milchasche der Asche der Blutkörperchen.

Eine getrennte Analyse der Milchflüssigkeit und der Milchkügelchen ist noch nicht möglich gewesen, da die Trennung beider von einander allzu grosse Schwierigkeiten bietet. Hoppe liess, um einigermassen diese Trennung zu bewerkstelligen, Milch durch thierische Membranen filtriren. Er erhielt so eine schwach opalisirende Flüssigkeit, welche Albumin und etwas Caseïn enthielt.

Die Veränderungen, welche die Milchabsonderung während der Schwangerschaft und der Säugeperiode erfährt, bestehen nach Ver-

nois und Becquerel im Wesentlichen darin, dass das Caseïn und die Fette ungefähr bis zum 2. Monat nach der Geburt zunehmen, während gleichzeitig der Zucker an Menge abnimmt. Das Caseïn bleibt dann bis zum 10., das Fett bis zum 5. und der Zucker bis zum 8. Monat ziemlich constant. Vom 10. Monat nimmt das Caseïn, vom 5. das Fett ab, und vom 8. bis zum 10. Monat nimmt der Zucker wieder zu. Ueber den Einfluss der Tageszeiten wurden an Thieren, namentlich an Kühen und Ziegen, Beobachtungen angestellt. Bei diesen ist der Buttergehalt der Abendmilch nahezu um das doppelte grösser als derjenige der Morgenmilch, während der Gehalt an Albuminaten fast ungeändert bleibt. Die einzelnen Portionen der bei einer einmaligen Entleerung erhaltenen Milch sind insofern etwas verschieden zusammengesetzt, als die letzten die butterreichsten zu sein pflegen. Ueber den Einfluss des Alters und verschiedener anderer Verhältnisse liegen namentlich von L'Héritier und von Vernois und Becquerel Beobachtungen vor, die sich aber zum Theil widersprechen *).

§. 156. Absonderung der Milch.

Die Grösse der Milchabsonderung ist in so hohem Grad schwankend, dass sich nicht einmal Mittelzahlen für dieselbe angeben lassen. Sie ist abhängig theils von der Periode der Schwangerschaft und des Säugens theils von der Menge und Häufigkeit, in der sie entleert wird, theils von der Nahrung. Bei allen Säugethieren nimmt die Milchabsonderung bis zu einem bestimmten Zeitpunkt (bei Kühen bis zu 1 Monat) nach der Geburt zu und von hier an wieder ab. Die Absonderung wird unterdrückt, wenn die Milch nicht mehr entleert wird, umgekehrt scheint häufige Entleerung derselben die Absonderung zu vergrössern. Durch reichliche Nahrung wird die Menge der täglich secernirten Milch gesteigert. Aus der Nahrung gehen sehr schnell gewisse ätherische Oele (wie Knoblauchöl, Anisöl), langsamer mineralische Substanzen (wie Jod, Wismuth, Arsenik und andere Metalle) in die Milch über. In Folge reichlicher Wasserinjection in das Blut wird nach Eckhard mehr Milch secernirt, und dieselbe ist reicher an Eiweiss.

Einige der wichtigsten Milchbestandtheile, nämlich der Milchzucker und das Caseïn, entstehen ohne Zweifel erst in der Milchdrüse aus den Blutbestandtheilen, der Milchzucker aus dem Traubenzucker, das Caseïn aus den Albuminaten des Blutes. Ob dagegen die Fette erst in der Milchdrüse gebildet oder bloss aus dem Blute ausgesondert werden ist noch zweifelhaft.

Die Bildung von Milchzucker und Caseïn in der Milchdrüse wird einfach dadurch bewiesen, dass diese Stoffe als solche im Blut nicht enthalten sind. Wenigstens muss es noch als sehr zweifelhaft bezeichnet werden, ob das s. g. Se-

*) Donné, du lait, Paris 1836. Scherer, Art. Milch in Wagners Handwörterb., Bd. 2. Vernois et Becquerel, du lait chez la femme, Paris 1853. Hoppe, Archiv f. path. Anatomie, Bd. 17.

rumcaseïn (vergl. §. 119) wirklich mit dem Caseïn der Milch identisch ist. Dafür dass das Caseïn mindestens vorzugsweise aus dem Albumin des Serums seinen Ursprung nehme, spricht die Abnahme des Albumins in der Milch mit zunehmendem Caseïngehalt. In Bezug auf die Fette beweist das Vorkommen der der Butter eigenthümlichen Glyceride nichts bestimmtes, da diese letzteren in Spuren auch im Blute vorhanden sind. Dagegen könnte man die Erfahrung der Landwirthe, dass Kühe, welche eine fettreiche Milch liefern, mager bleiben, zu Gunsten einer blossen Ausscheidung der Fette aus dem Blute deuten, wenn nicht auch hier die Annahme richtiger ist, dass das ausgeschiedene Fett theils unverändert theils als Product einer vorangegangenen Umwandlung aus dem Blute stammt *).

Eine Abhängigkeit der Milchabsonderung vom Nervensystem ist nicht bestimmt nachgewiesen. Durchschneidung der Intercostalnerven ist nach Eckhard ohne Einfluss. Dagegen wird nach Aubert durch elektrische Reize, welche unmittelbar die Drüse treffen, die Absonderung beschleunigt **).

B. Absonderungen der Haut und der Schleimhäute.

§. 157. Schweissabsonderung.

Der Schweiss wird von den Schweissdrüsen abgesondert. Diese sind knäuelförmig verschlungene Drüsenkörper, die entweder in der untersten Schichte der Lederhaut oder im Unterhautzellgewebe gelegen sind; sie sind von einem dichten Capillarnetz umflochten (Fig. 55 a der Drüsenkörper, c sein Haargefässnetz, nach Todd und Bowman), ihre Ausführungsgänge, die Schweisskanäle (b), treten mit wellenförmigen Windungen zur Oberfläche. Die structurlose Membran dieser Drüsen ist von einem meistens ziemlich derben Bindegewebe umhüllt, wozu in den Ausführungsgängen oft noch eine Muskellage hinzukommt, ihre Innenfläche ist von rundlichen abgeplatteten Epithelzellen bekleidet.

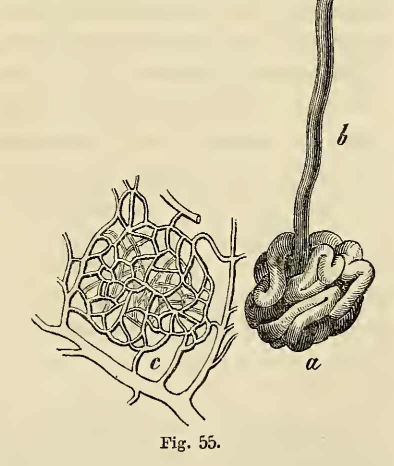


Fig. 55.

Der Schweiss ist eine farblose, etwas trübe Flüssigkeit, die salzig schmeckt, sauer reagirt und einen eigenthümlichen, an verschiedenen Hautstellen und bei verschiedenen Menschen etwas verschiedenen Geruch

*) Scherer a. a. O. Boussingault, ann. de chim. et de phys., 3 sér. t. XIII.
**) Eckhard, Beiträge zur Anatomie und Physiologie, Bd. 1. Aubert, gaz. des hôpitaux, 1856.

besitzt. Unter dem Mikroskop findet man in demselben in spärlicher Menge Schleimkörperchen (aus dem Innern der Schweissdrüsen stammend), Epidermiszellen, Fetttröpfchen und Molecularkörnchen. Die regelmässigen Bestandtheile des Schweisses sind: Wasser, geringe Mengen Fett, Harnstoff, Cholestearin, nach Favre Milchsäure und eine eigenthümliche stickstoffhaltige Säure (Schweisssäure, C_{10} NH_8 O_{13} HO), schwefelsaure und phosphorsaure Alkalien und phosphorsaure Erden sowie Eisenoxyd. Inconstanter wurden Ammoniaksalze, einige flüchtige Säuren (Butter-, Essig-, Ameisensäure) und ein eiweissartiger Körper gefunden.

Die quantitative Zusammensetzung des Schweisses scheint nur sehr unerhebliche Schwankungen zu erfahren. Nimmt die Schweissmenge zu, so steigt nach Funke etwas der Procentgehalt an Salzen und an Harnstoff, während umgekehrt die übrigen organischen Bestandtheile an Menge abnehmen. Bei beginnender Secretion enthält der Schweiss mehr Milchsäure und flüchtige Fettsäuren als später, daher auch häufig die anfangs saure Reaction allmälig in eine neutrale oder selbst alkalische übergeht.

Die Gesammtmenge des abgesonderten Schweisses schätzt man unter gewöhnlichen Verhältnissen zu etwa 500 Grm. täglich. Dieselbe ist aber beträchtlichen Schwankungen unterworfen, unter Umständen kann die Absonderung ganz unterdrückt werden, noch öfter übertrifft sie die angegebene Menge bedeutend. So erhielt Favre bei sehr gesteigerter Absonderung 2560 Grm. in $1^1/_2$ Stunden. Die wichtigsten Verhältnisse, von welchen die Absonderung abhängt, sind: die äussere Temperatur, der Genuss von Flüssigkeiten und erhöhter Zufluss des Blutes in die schweissabsondernden Theile. Besonders ist es der Aufenthalt in warmer, mit Wasserdunst gesättigter Luft und der Genuss warmer Getränke, wodurch die Schweissabsonderung gesteigert wird.

Favre fand in 1000 Theilen Schweiss:

Wasser	995,573	Extractivstoffe	0,005
Feste Stoffe	4,427	Harnstoff	0,044
Fette	0,013	Chlornatrium	2,230
Milchsaure Salze	0,317	Chlorkalium	0,024
Schweisssaure Salze	1,562	Phosphors. Natron	Spur
		Schwefels. Alkalien	0,011
		Phorphors. Erden	Spur.

Die Mittel zur Aufsammlung des Schweisses sind ziemlich ungenügend, da man dabei immer nur eine abnorm gesteigerte Secretion erhält. Man legte nämlich entweder einen Menschen im Dampfbad auf eine metallene Wanne, oder man brachte einen einzelnen Körpertheil in einen luftdicht schliessenden Beutel und sammelte den abfliessenden Schweiss auf. Einzelne Widersprüche in den Analysen scheinen vorzugsweise davon herzurühren, dass die einzelnen Beobachter mit sehr verschiedenen Schweissmengen operirten. So leugnet Funke das Vorkommen der Milch- und Schweisssäure. Favre, der viel grössere Schweissmengen untersuchte, leugnet dagegen, dass die von früheren Beobachtern, wie Anselmino,

Schottin, vorgefundenen flüchtigen Säuren constante Bestandtheile des Schweisses seien. Favre's negatives Resultat erklärt sich hier gerade aus der grossen Menge Schweiss, die er aufsammelte, wenn man erwägt, dass jene flüchtigen Säuren in der ersten Absonderung vorzukommen, bei Fortdauer derselben aber zu fehlen scheinen *).

§. 158. Hauttalgabsonderung.

Der Hauttalg wird theils durch die im engeren Sinn sogenannten Hauttalgdrüsen (auch Haarbalgdrüsen) theils durch die Meibom'schen und Ohrenschmalzdrüsen abgesondert. Die Talgdrüsen stehen zwischen den traubenförmigen und schlauchförmigen Drüsen in der Mitte. Bald sitzen nämlich mehrere Bläschen an dem blinden Ende des Ausführungsganges auf, bald endet dieser als einfacher Schlauch. Die Talgdrüsen liegen in der Lederhaut und münden mit ihrem Ausführungsgang in einen Haarbalg ein. Die Wandung der Talgdrüsen besteht aus dünnem Bindegewebe, auf der innern Seite derselben liegen mehrere Lagen zum Theil in Verfettung begriffener Zellen, und der weitere Raum der Höhle wird von einer zahlreiche Fetttropfen und Fettkörnchen enthaltenden Masse ausgefüllt. Eine eigenthümliche Modification der Talgdrüsen bilden die Meibom'schen Drüsen. Es sind dies im Augenlidknorpel eingebettete langgestreckte Schläuche, an denen seitlich rundliche Drüsenbläschen aufsitzen, ihr Inhalt gleicht vollkommen demjenigen der gewöhnlichen Talgdrüsen. Das nämliche gilt von den Ohrenschmalzdrüsen, die den knorpeligen Theil des äusseren Gehörgangs einnehmen, und die sich dadurch auszeichnen, dass sie im Bau den Schweissdrüsen entsprechen, während ihr Inhalt und Secret sie als eine besondere Form der Talgdrüsen kennzeichnen.

Der Hauttalg ist eine ölige Flüssigkeit, die auf der Hautoberfläche und häufig schon in den Drüsenausführungsgängen zu einer weissen Masse erstarrt. Unter dem Mikroskop findet man in demselben die Bestandtheile des Talgdrüseninhalts, nämlich Fettkörnchen, Fetttröpfchen und fetthaltige Zellen, zuweilen auch Cholestearinkrystalle. Chemisch ist der Hauptbestandtheil Fett, namentlich Oleïn, eine geringe Menge Cholestearin und verseifter Fette, sowie eines eiweissartigen Körpers; unter den Mineralbestandtheilen überwiegen die phosphorsauren Erden. Die Function des Hauttalgs besteht in der Einfettung der Oberhaut und vorzüglich der Haare; diese Function ist lediglich eine mechanische, indem die Einfettung das Spröde- und Rissigwerden jener stark verhornten Epidermisgebilde verhindert **).

---

*) Favre, comptes rend., t. XXXV. Schottin, Archiv f. physiol Heilk. Bd. 11. Funke, Moleschott's Untersuchungen Bd. 3.

**) Kölliker, mikroskop. Anatomie. Bd. 2, 1. Lehmann, physiolog. Chemie, Bd. 2.

§. 159. Schleimabsonderung.

Der Schleim ist das Absonderungsproduct der Schleimhäute. Theils rührt derselbe von der freien Fläche (dem Epithelialbeleg) der Schleimhäute theils von besonderen Drüsen her. Unter den letzteren können die Magenschleimdrüsen als einfache Vergrösserungen der Schleimhautoberfläche betrachtet werden, da sie mit den nämlichen Epithelzellen wie die letztere überkleidet sind, während die meisten übrigen schleimabsondernden Drüsen (die Schleimdrüsen der Mundhöhle und des Rachens, die Brunner'schen, Cowper'schen Drüsen u. s. w.) in die Classe der acinösen Drüsen gehören. Das gemeinsame Merkmal aller Schleimabsonderungen ist der Gehalt des Secretes an Mucin (Schleimstoff). Der Stoff, den man mit diesem Namen bezeichnet, ist chemisch noch wenig erforscht. Er ist jedenfalls ein Eiweissderivat und entsteht ohne Zweifel aus der Aufquellung und Verflüssigung der Schleimhaut- oder Drüsenepithelien. Hiermit stimmt überein, dass das Mucin selbst theils ungelöst, in bloss aufgequollenem Zustand, theils in Wasser gelöst vorkommt. Von der ausserordentlichen Quellungsfähigkeit, die das Mucin kennzeichnet, rührt die im Verhältniss zu seinem Wassergehalt auffallend grosse Consistenz und zähe Beschaffenheit des Schleimes her.

Der Wassergehalt des Schleimes variirt in den verschiedenen Analysen zwischen 98 und 88 proc. Ausser dem Mucin enthält der Schleim Extractivstoffe, Fette, als inconstanten Bestandtheil Albumin, unter den Salzen überwiegt das Chlornatrium. Das Mucin ist offenbar kein chemisch reiner Körper. Vor den eigentlichen Albuminaten zeichnet es sich gleich der Hornsubstanz durch einen höheren Sauerstoffgehalt aus, Schwefel ist bis jetzt nicht darin nachgewiesen *).

Anhangsweise mag hier der Thränenabsonderung Erwähnung geschehen. Das Thränensecret hat die nächste Verwandtschaft mit dem Speichel, wie denn auch die Structur der Thränendrüsen derjenigen der Speicheldrüsen vollkommen entspricht. Die Thränen sind ein äusserst wasserreiches Secret (über 98 proc.), enthalten sehr geringe Mengen Fett, Schleim, sowie eine Spur eines Eiweisskörpers; die Salze sind Chlornatrium und etwas phosphorsaure Alkalien. Die Absonderung der Thränen wird hauptsächlich durch psychische und durch reflectorische Reize (von der Schleimhaut der Conjunctiva der Nase, sowie überhaupt vielleicht der ganzen Trigeminusausbreitung) angeregt. Eine beträchtliche Vermehrung der Thränenabsonderung hat ausserdem Bernard nach der Curarevergiftung und nach der Operation des Diabetesstichs beobachtet. Die über die Bindehaut des Auges sich verbreitenden Thränen werden von den Thränenpunkten in die Thränenkanälchen aufgenommen und gelangen durch diese in den Thränensack, von welchem aus sie in die Nasenhöhle fliessen **).

Der Mechanismus der Aufsaugung der Thränen durch den Thränensack beruht darauf, dass in der Ruhelage des musc. orbicularis palpebrarum das mit der

*) Lehmann, physiol. Chemie, Bd. 2.

**) Frerichs, Wagners Handwörterb. Bd. 3, Abth. 1.

Vorderfläche des Thränensacks verwachsene innere Augenlidband die Grube des Thränenbeins ausfüllt und dadurch die Höhle des Thränensacks zum Verschwinden bringt. Zieht sich dagegen der Muskel zusammen, so wird jenes Band und mit ihm die vordere Fläche des Thränensacks nach vorn und aussen gehoben, es öffnet sich so die Höhle des Sacks und saugt die Thränen an. Die Wiederentleerung des Sacks soll nach Henke durch die Zusammenziehung des Horner'schen Muskels geschehen, welche regelmässig nach der Wiedererschlaffung des Orbicularis eintrete. Der bei reichlichem Thränenerguss eintretende Lidschlag hat hiernach den Erfolg, dass er eine raschere Aufsaugung der Thränen bewirkt *).

C. Harnabsonderung.

§. 160. Structur der Nieren.

Die Drüsenelemente der Nieren sind lange, sich theilende, theils gewunden theils gerade verlaufende Kanälchen, die Harnkanälchen. Dieselben bestehen aus einer homogenen elastischen Membran, die auf ihrer Innenseite eine Schichte bald rundlicher bald eckiger Epithelzellen mit stark hervortretenden Kernen trägt, und aussen von einer Schicht Bindegewebe umgeben ist; an den Papillen hört die homogene Membran auf, und es bildet nun nur noch ein festes Bindegewebe die Wandung der hier zusammenmündenden Harnkanälchen. An jeder Papille befinden sich einige hundert Löcher, deren jedes der Mündung eines Harnkanälchens entspricht. Ein Harnkanälchen hat hier einen Durchmesser von $^1/_{10}$—$^1/_{30}$'''. Es spaltet sich aber sogleich spitzwinkelig in mehrere kleinere Kanälchen von $^1/_{40}$ — $^1/_{100}$''', die wir nach Ludwig als Sammelröhren bezeichnen, und die ungetheilt und in gestrecktem Verlauf bis nahe zur Oberfläche der Niere verlaufen (h, Fig. 56). Hier entsenden sie nach allen Seiten mehrere stark gewundene Kanälchen (c), deren jedes, nachdem es einige Windungen gemacht hat, umkehrt, sich beträchtlich verengert und wieder in gestrecktem Verlauf in das Innere der Niere zurückgeht (r); dort bildet das Kanälchen eine Schlinge (s), läuft ebenso gerade wieder gegen die Oberfläche, erweitert sich hier

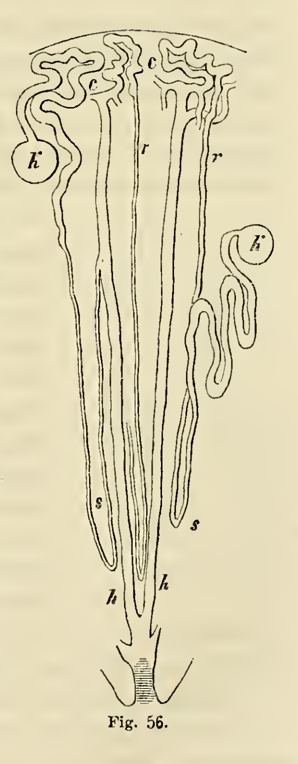


Fig. 56.

*) Henke, Archiv f. Ophthalmologie, Bd. 4.

nochmals und endet schliesslich, nachdem es mehrere Windungen gemacht hat, in einer Kapsel (k). Man bezeichnet denjenigen Theil der Niere, der bloss gerade verlaufende Kanälchen (Sammelröhren und zurücklaufende Schlingen) enthält, als Marksubstanz, denjenigen Theil, der neben den gerade verlaufenden Sammelröhren gewundene Kanälchen und Endkapseln enthält, als Rindensubstanz. Die fächerförmige Erweiterung des secernirenden Parenchyms vom Hilus an gegen die Oberfläche rührt davon her dass die kleineren Kanäle zusammen einen weit grösseren Durchmesser haben als das Sammelrohr, aus welchem sie entspringen. Innerhalb der Marksubstanz hat das Parenchym eine vom Hilus ausgehende radiale Streifung entsprechend dem Verlauf der Sammelröhren und der sich zwischen sie einschiebenden feinen Schlingen; die Substanz der Rinde ist mehr körnig, weil hier die gewundenen Kanälchen und Kapseln den grössten Theil des Parenchyms ausmachen.

Von den Blutgefässen der Niere verlaufen die Arterienäste im Mark zwischen den Sammelröhren des Harns. An der Grenze zwischen Mark und Rinde trennen sie sich in Zweige, von denen ein kleiner Theil zur Oberfläche der Niere verläuft und hier in ein Capillarnetz ausläuft. Bei weitem der grösste Theil verbleibt aber in der Rinde: jeder Endzweig durchbohrt hier die Endkapsel eines Harnkanälchens, trennt sich im Innern desselben unmittelbar an der Innenwand der Kapsel in mehrere noch kleinere Zweige, die dann in Capillaren zerfallen, aus welchen im Centrum der Kapsel ein Venenstämmchen entspringt, letzteres tritt nahe bei der Arterie wieder aus der Kapsel aus. Die Fig. 57 gibt hiernach ein von Ludwig entworfenes Schema dieses Verlaufs der Gefässe in der Endkapsel: a ist die zuführende Arterie, v die central entspringende Vene und h das aus der Kapsel entspringende Harnkanälchen. Die Venenstämmchen fangen, sobald sie ausgetreten sind, wieder an sich zu verästeln und bilden, falls sie entfernter vom Mark liegen, ein die gewundenen Kanälchen umgebendes Capillarnetz. Die näher dem Mark austretenden Venenstämmchen dagegen laufen in das Mark zurück und lösen sich in ein Capillarnetz auf, welches die gestreckten Kanäle umgibt. Alle diese Capillarnetze sammeln sich zu Venenstämmchen, welche, häufig mit einander anastomosirend, mit den Sammelröhren in gestrecktem Verlauf bis zum Hilus sich begeben, wo sie sich zur Nierenvene sammeln.

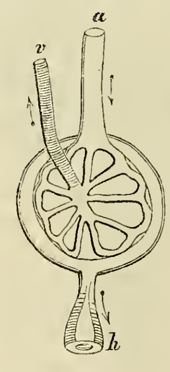


Fig. 57.

Zwischen Harnröhren und Kapseln sind Gewebsspalten, die, wie die Lücken in andern Organen und im Bindegewebe (vergl. §. 104) die Anfänge der Lymphgefässe darstellen. Werden diese Spalten angefüllt, so wirken sie comprimirend auf die Kapseln, die Harnröhrchen und ihre Capillaren und dehnen zugleich die ganze Niere aus. Die Fort-

sätze der Spalten gehen zur Oberfläche der Niere, breiten sich über diese aus und fliessen endlich am Hilus zu einigen grösseren Lymphgefässstämmen zusammen, diese letzteren erst besitzen eine selbstständige Wandung.

Die eigenthümlichen Gefässknäuel der Niere wurden schon von Malpighi entdeckt, daher nach ihm glomeruli Malpighiani genannt. J. Müller wies die Kapselmembran um dieselben nach, und Bowman zeigte, dass diese Kapselmembran unmittelbar in die Wandung der Harnkanälchen übergeht. Man glaubte nun, dass die Harnkanälchen nach ihrem Ursprung aus der Kapsel in der Rinde als gewundene Röhrchen verlaufen, dann sogleich in das Mark übertreten und in diesem in gestrecktem Verlauf bis zum Hilus gelangen. Neuerdings erst entdeckte Henle die zurücklaufenden verfeinerten Schlingen der Harnkanälchen und gaben endlich Ludwig und Zawarykin diejenige Darstellung vom feineren Bau der Niere, welcher wir oben gefolgt sind *).

§. 161. Eigenschaften, Bestandtheile und Menge des Harns.

Der normale Harn des Menschen ist eine klare, durchsichtige, gelb gefärbte Flüssigkeit von eigenthümlichem Geruch, bitter-salzigem Geschmack und saurer Reaction. Sein specifisches Gewicht liegt im Mittel bei 1,02, es schwankt zwischen 1,005 und 1,03.

Die Hauptbestandtheile des Harns sind die stickstoffhaltigen Producte des Stoffwechsels, nämlich Harnstoff, Harnsäure, Hippursäure, Kreatin, Extractivstoffe, Farbstoffe. Von den unorganischen Stoffen ist das Wasser der Hauptbestandtheil, in ihm gelöst finden sich Kali, Natron, Ammoniak, Kalk und Magnesia, sowie Spuren von Eisen, gebunden an Chlor, Schwefelsäure und Phosphorsäure; als Gase absorbirt finden sich im Harn Kohlensäure, Stickstoff und Sauerstoff. Inconstantere oder gewöhnlich nur in sehr kleinen Mengen vorhandene Bestandtheile sind: Traubenzucker, Milchsäure, Oxalsäure, Fett, ein dem Indigo verwandter Farbstoff, Leucin und Tyrosin, Cystin, Blutfarbstoff, Albumin, kohlensaures Ammoniak, phosphorsaure Bittererde-Ammoniak, Schwefelwasserstoff.

Die physikalischen Eigenschaften des Harns sind veränderlich nach der Zeit der Entleerung. Der am Morgen und nach reichlichen Mahlzeiten gelassene Harn ist unklar, specifisch schwerer und reagirt stärker sauer. Der Harn der Fleischfresser ist blasser als der des Menschen, von hohem specifischem Gewicht und stark saurer Reaction. Der Harn der Herbivoren reagirt alkalisch, ist durch sich niederschlagende kohlensaure Erden getrübt und zersetzt sich rasch unter Verbreitung eines stinkenden Geruchs. Morphologische Elemente finden sich im Harn nur äusserst spärlich und meist entweder zufällig beigemengt oder als abnorme Bestandtheile. Am häufigsten beobachtet man Plattenepithel der

*) Bowman, philos. transact. 1842. Henle, zur Anatomie der Niere, Göttingen 1862. Ludwig u. Zawarykin, Wiener Sitzungsberichte Bd. 48.

Harnwege, Spermatozoen, so genannte Schleimkörperchen, seltener und nur pathologisch Epithelzellen oder gar Exsudatpfropfen aus den Harnkanälchen der Niere, Blutkörperchen, Faserstoffgerinnsel. Oefter erscheinen Niederschläge der im Harn gelösten Salze, besonders harnsaures Natron, wenn der Harn sich zersetzt, harnsaures Ammoniak und phosphorsaure Bittererde-Ammoniak, in solchem zersetzten Harn treten gewöhnlich auch Infusorien und zuweilen Fadenpilze auf; in gewissen krankhaften Zuständen scheiden sich endlich mikroskopische Krystalle von oxalsaurem Kalk aus.

Der Procentgehalt des Harns an seinen einzelnen Bestandtheilen ist ein äusserst wechselnder, was besonders von seinem veränderlichen Wassergehalt, zum Theil aber auch von den Verschiedenheiten in der Menge der einzelnen festen Bestandtheile herrührt. Auf die wichtigsten Momente, welche diese Veränderungen bestimmen, werden wir in den folgenden §§ zurückkommen. Hier lassen wir nur, um eine ungefähre Uebersicht der normalen Harnzusammensetzung zu geben, die von Jul. Vogel berechneten Mittelzahlen aus einer grösseren Zahl von Harnanalysen folgen. Hiernach sind in 100 Theilen Harn enthalten:

Wasser	96,00
Feste Stoffe	4,00
Harnstoff	2,33
Harnsäure	0,05
Chlornatrium	1,10
Phosphorsäure	0,23
Schwefelsäure	0,13
Erdphosphate	0,08
Ammoniak	0,04

Der Ausscheidung der wichtigeren dieser Bestandtheile werden wir eine besondere Betrachtung widmen. Ueber die minder wichtigen und inconstanteren Harnbestandtheile, die in der obigen Analyse wegen ihrer gewöhnlich geringen Menge grösstentheils nicht berücksichtigt sind, folgen hier einige Bemerkungen.

Kreatin und Kreatinin sind, wie Liebig entdeckt hat, normale Harnbestandtheile. Beide stammen wahrscheinlich aus den Muskeln, welche dieselben ausser dem Harn allein in merklicher Quantität enthalten, und zwar ist in den Muskeln mehr Kreatin als Kreatinin, in Harn umgekehrt mehr Kreatinin als Kreatin enthalten. Da eine Umwandlung des einen dieser Alkaloide in das andere auch ausserhalb des Organismus möglich ist, so darf vermuthet werden, dass das Kreatin auf dem Weg von den Muskeln in den Harn theilweise in Kreatinin übergeht.

Der normale Farbstoff des Harns ist wahrscheinlich das von Harley dargestellte Harnroth (Urohämatin), das gleich dem Blutfarbstoff Stickstoff und Eisen enthält und sich auch in seinen Reactionen demselben ähnlich verhält. Es mehrt sich im Harn in Folge solcher Einspritzungen in das Blut, welche Blutkörperchen lösen, so nach Einspritzung von Wasser (Kierulf) oder von Lösungen der Gallensäuren (Kühne). Da das Harnroth noch nicht aus dem Harne abgeschieden werden kann, so benützt Vogel, um die relativen Mengen an die-

sem Stoff zu bestimmen, die färbende Kraft des Urins, indem er eine Harnfarbenscala (nach der Analogie der Blutfleckenscala, s. §. 123) entwirft. — Ein inconstanter Farbstoff ist das von Virchow in dem Harn kranker Individuen gefundene Harnblau, das wahrscheinlich identisch ist mit den von andern Beobachtern unter den Namen Uroglaucin und Urokyanin beschriebenen Farbstoffen sowie mit dem von Einigen für Indigo gehaltenen Farbstoff *). Gallenfarbstoff ist im Harn nur in pathologischen Fällen (bei Rücktritt der Galle aus ihren Absonderungswegen in das Blut) zu finden. Noch seltener kommen die Gallensäuren im Harn vor.

Traubenzucker findet sich, wie es scheint, nur zuweilen und dann in sehr geringen Mengen im Harn gesunder Individuen. Während man früher geglaubt hatte, dass nur in pathologischen Fällen (bei der Zuckerharnruhr) Zucker im Harn anzutreffen sei, behauptete Brücke, dass jeder normale Harn Spuren von Zucker enthalte, indem er auf die Unzuverlässigkeit der gewöhnlich zur Nachweisung des Zuckers angewandten Methoden aufmerksam machte, namentlich der Trommer'schen Probe (s. S. 187), bei der, besonders wenn der Harn ammoniakhaltig ist, leicht Spuren von Oxydul gelöst bleiben.

Nach den neueren Untersuchungen Iwanoff's scheint es jedoch, dass der Zucker immerhin kein constanter Harnbestandtheil ist, obgleich er allerdings öfter auch im Harn Gesunder angetroffen wird. In der Zuckerharnruhr (diabetes mellitus) werden mit enormen Mengen Harn auch sehr grosse Quantitäten Zucker entleert, zuweilen über 200 Grm. täglich. Ueber die Vermehrung des Harnzuckers nach dem s. g. Diabetesstich s. §. 140 **).

Ueber im Harn gefundene harzartige Körper (Omychmyl), sowie über die Extractivstoffe desselben ist fast nichts sicheres bekannt.

Oxalsaurer Kalk ist in sehr kleinen Mengen, in welchen er in dem sauren phosphorsauren Natron des Harns gelöst bleibt, häufig vorhanden; in grösserer Menge, wo er einen Niederschlag bildet, seltener.

Ammoniak kommt, wie es scheint, auch im frisch gelassenen Harn wenigstens in Spuren vor. Neubauer und Genth fanden die täglich ausgeschiedenen Ammoniakmengen schwanken zwischen 0,3—1,2 Grm. Wahrscheinlich ist es theils als Chlorammonium theils als kohlensaures Ammoniak vorhanden. Letzteres entsteht namentlich in reichlicher Menge bei der alkalischen Harngährung, es entsteht aus der hierbei stattfindenden Umsetzung des Harnstoffs ***).

Milchsäure und milchsaure Salze werden umgekehrt als Producte einer, übrigens seltener eintretenden, sauren Harngährung angetroffen. Wahrscheinlich ist die Milchsäure hierbei Zersetzungsproduct der Farbstoffe und Extractivstoffe, daher die saure Gährung besonders bei einem aussergewöhnlichen Gehalt des Harns an solchen Stoffen einzutreten pflegt. Nach Lehmann soll in seltenen Fällen schon im frischen Harn Milchsäure gefunden werden.

Albumin kann unter den verschiedensten Verhältnissen im Harn auftreten, ist aber immer ein pathologischer Bestandtheil. Die Hauptursachen der Albuminausscheidung durch den Harn sind 1) Störungen der Circulation, daher man be-

---

*) Vergl. über diese sowie über mehrere andere von verschiedenen Beobachtern beschriebene Harnfarbstoffe v. Gorup-Besanez, physiolog. Chemie.

**) Brücke, Wiener Sitzungsberichte, Bd. 28 u. 29. Iwanoff, Beiträge zur Frage über die Glycosurie etc. Dissert. Dorpat 1861.

***) Neubauer und Genth, Archiv f. gem. Arbeiten, Bd. 3.

sonders bei Herz- und Lungenkrankheiten Eiweiss im Harne trifft, und 2) Veränderungen der Niere, daher bei Erkrankungen dieses Organs (morbus Brightii) der Harn gewöhnlich sehr eiweissreich ist. Nach reichlicher Wasserinjection beobachtete Kierulf, nach Injection von Gallensäuren ins Blut Kühne Eiweissausscheidung im Harn; in einem Fall sah ich nach mehrtägigem Ausschliessen des Kochsalzes aus der Nahrung Eiweiss auftreten, das nach wiederbeginnender Kochsalzzufuhr alsbald wieder verschwand. In diesen letzteren Fällen bewirken wahrscheinlich die gesetzten Blutveränderungen eine veränderte Ausscheidung in der Niere *).

Ueber den Gasgehalt des Harns liegen Untersuchungen von Planer vor. Dieser fand unter verschiedenen Verhältnissen in 100 Theilen Harn 0,8—1 proc. Stickstoff, 0,02—0,08 proc. Sauerstoff, 4—12 proc. verdunstbare und 1—5 proc. gebundene Kohlensäure. Eine Analyse von Cl. Bernard stimmt damit ziemlich nahe überein. Hiernach ist im Harn weniger verdunstbare Kohlensäure als im Blut, was man ebensowohl auf die dem Harn mangelnden alkalischen Salze, welche die Kohlensäure des Blutes absorbirt halten, wie auf den im Harn nicht vorhandenen zersetzenden Einfluss der Blutkörperchen beziehen kann. Sehr gering ist der Gehalt des Harns an Sauerstoffgas, was damit zusammenhängt, dass der Sauerstoff grösstentheils im Blut chemisch gebunden ist und also nicht durch Diffusion abgegeben werden kann. Dass der Harn auch nur wenig gebundene Kohlensäure führt, erklärt sich aus der sauren Reaction desselben. Während der Verdauungszeit hat Planer eine bedeutende Zunahme des Kohlensäuregehaltes beobachtet **).

Die Menge des abgesonderten Harns ist ausserordentlich veränderlich, und namentlich abhängig von dem Wassergehalt des Harns. Die mittlere tägliche Harnmenge schwankt zwischen 1000 und 2000 Grammen. Die stündlich abgesonderte Menge ist mit den Tageszeiten veränderlich: sie steigt vom Morgen an allmälig, bis sie in den Nachmittagsstunden ihr Maximum erreicht, um dann gegen Abend wieder zu sinken.

Die mittlere tägliche Harnmenge ist nach Becquerel für Männer 1267, für Frauen 1371 Gramme. Für 1 Kilogr. Körpergewicht berechnet sich nach Scherer die mittlere tägliche Harnmenge beim Kinde von ungefähr 3 Jahren zu 47 Grm., beim Erwachsenen zu 29,5 Grm. Hiernach ist die relative Harnmenge beim Kinde weit grösser, obgleich die absolute kleiner ist ***). Da die Einflüsse, von denen die Mengen des abgesonderten Harns bestimmt werden, vorzugsweise theils die Wasser- theils die Harnstoffabsonderung betreffen, so sind sie in den betreffenden §§ nachzusehen.

---

*) Kierulf, Zeitschr. f. rat. Med., Bd. 3. Kühne, Archiv f. patholog. Anatomie Bd. 14. Wundt, Journal f. prakt. Chemie, 1852.

**) Planer, Zeitschr. der Wiener Aerzte, 1859.

***) Becquerel, sémiotique des urines, Paris 1841. v. Gorup-Besanez, physiolog. Chemie.

§. 162. Absonderung des Harnstoffs.

Der Mensch sondert unter normalen Verhältnissen 22—36 Gramme Harnstoff täglich durch die Nieren ab. Die Schwankungen der Harnstoffausscheidung sind hauptsächlich von der Art und Menge der aufgenommenen Nahrung abhängig. Bei Entziehung aller Nahrung nimmt die Harnstoffausscheidung ab, geht aber bis zum eintretenden Hungertod fort. Stickstoffreiche Nahrung, namentlich Albuminate sowie Leim und leimgebendes Gewebe, steigern die Harnstoffausscheidung bis zu einer gewissen Grenze, von welcher an sie ziemlich constant bleibt. Zusatz von Fett und Kohlenhydraten zu solcher Nahrung bewirkt dagegen eine verhältnissmässige Verminderung des Harnstoffs; Zusatz von Fett allein hat nicht diese Wirkung. Fett und Kohlenhydrate als ausschliessliche Nahrung oder selbst mit einem geringen Zusatz von Albuminaten vermindern die Harnstoffausscheidung beträchtlicher als die vollständige Entziehung der Nahrung. Reichliches Trinken erniedrigt zwar den Procentgehalt des Harns an Harnstoff, vermehrt aber die abgesonderte Harnmenge in ungleich höherem Grad, so dass die Harnstoffausscheidung in Folge dessen beträchtlich zunimmt. Kochsalzzusatz zur Nahrung vermehrt die Harnstoffabsonderung, denselben Einfluss hat der Salpeter. Der Genuss von Harnsäure vermehrt den Harnstoff, indem die Harnsäure im Blute in Harnstoff übergeht; das nämliche soll vom Glycin und Taurin gelten. Harnstoff selbst erscheint als solcher im Harn wieder.

Die Aufnahme von gemischter Nahrung pflegt nach kurzer Zeit die Harnstoffausscheidung zu steigern, diese erreicht nach einigen Stunden ihr Maximum und sinkt dann wieder. Hiervon sind grösstentheils die regelmässigen Schwankungen der Harnstoffausscheidung mit den Tageszeiten abhängig. Diese Schwankungen zeigen einen ähnlichen Verlauf wie die Schwankungen in der Menge des abgesonderten Harns, indem Maximum und Minimum der Harnstoffausscheidung mit Maximum und Minimum der Harnabsonderung sehr nahe zusammenfallen. Doch zeigt die Harnstoffentleerung unabhängig von der Nahrungsaufnahme ähnliche periodische Schwankungen, da man auch bei hungernden Individuen in den späteren Nachmittagsstunden eine Zunahme derselben beobachtet.

Ueber den Einfluss der hier aufgeführten Ernährungsverhältnisse auf die Harnstoffabsonderung haben die Beobachtungen von Lassaigne, Vogel, Frerichs, Scherer, Lehmann, Becher, C. Schmidt, Bischoff und Voit Aufschluss gegeben. Scherer fand bei einem Irren, der mehrere Wochen lang gehungert hatte, noch eine tägliche Harnstoffausscheidung von 9,5 Grm. Rücksichtlich des Einflusses stickstoffhaltiger Nahrung beobachteten Bidder und Schmidt, dass 1 Kilogr. Katze bei 44 Grm. Fleisch täglich nur 2,9 Grm. Harnstoff, bei 70 Grm. Fleisch 5,2 und bei 108,8 Grm. Fleisch 7,7 Grm. Harnstoff entleerte. Den Ein-

fluss einer Beimengung von fett- und amylumhaltiger Nahrung zum Fleisch haben Bischoff und Voit festgestellt. Der von Kaupp beobachtete Einfluss der Kochsalzzufuhr auf die Harnstoffausscheidung ist kaum anders als aus einer Veränderung der Diffusionsbedingungen in den Nieren zu erklären. Die von Wöhler, Frerichs und Neubauer beobachtete Vermehrung der Harnstoffausscheidung nach Aufnahme von Harnsäure wird neuerdings von Gallois geleugnet. Glycin und Taurin sollen sich nach Horsford sowie nach Küthe und Heynsins im Blute in Harnstoff und Zucker spalten. Die täglichen Schwankungen der Harnstoffausscheidung sind von Becher, Voit und Draper verfolgt worden. Der Erstere wies nach, dass dieselben auch bei Hungernden, wenn gleich in geringerem Grade auftreten. Während der Nacht wird am wenigsten Harnstoff abgesondert. Das Maximum der Absonderung liegt 3—5 Stunden nach der Hauptmahlzeit *).

Muskelbewegungen haben keinen constanten Einfluss auf die Harnstoffabsonderung. Zuweilen beobachtet man zwar eine Vermehrung derselben, nach den Versuchen von Voit scheint es aber, dass in diesen Fällen secundäre Momente (wie Veränderungen in der Nahrung oder im aufgenommenen Wasser) wirksam gewesen sind. Wo alle übrigen Bedingungen unverändert bleiben, da scheint auch die Harnstoffabsonderung keine oder doch nur sehr unerhebliche Schwankungen zu zeigen.

Eine Vermehrung der Harnstoffausscheidung durch Muskelarbeit ist namentlich von C. G. Lehmann, Simon u. A. behauptet worden. Erst die Versuche von Voit sind aber rücksichtlich der Nebenwirkung anderer die Harnstoffausscheidung bestimmender Momente einwurfsfrei. Ihr Resultat findet in den Versuchen von L. Lehmann und von Draper eine Bestätigung. Ueber die Versuche von Voit vergl. §. 65, S. 138 **).

Der Harnstoff ist, wie früher (§. 56 und 57) bereits erwähnt wurde, eines der wichtigsten Zersetzungsproducte der stickstoffhaltigen Bestandtheile des Thierleibes. Er bildet sich entweder im Blut oder in den Geweben oder in beiden zugleich und wird durch die Nieren bloss ausgeschieden. Für die Bildung des Harnstoffs im Blute hat man angeführt, dass in den Gewebssäften bisher kein Harnstoff nachgewiesen werden konnte, während jedoch solche Stoffe, die wahrscheinlich in Harnstoff übergehen (wie Harnsäure, Glycin, Taurin) in manchen Geweben in merklicher Menge gefunden wurden, und dass ferner bei der Darreichung

*) Lehmann, physiolog. Chemie, Bd. 2. Scherer, Würzburger Verhandlungen Bd. 3. Bidder u. Schmidt, Verdauungssäfte u. Stoffwechsel. Bischoff, der Harnstoff als Maass des Stoffwechsels, Giessen 1853. Becher, Studien über Respiration, Zürich 1855. Kaupp, Archiv f. physiol. Heilk. Bd. 14. Wöhler und Frerichs, Ann. der Chemie u. Pharmacie, Bd. 65. Neubauer, ebend. Bd. 99. Gallois, gaz. méd. 1857. Voit, physiologisch-chem. Unters. München 1857. Küthe und Heynsius, Studien des physiol. Instituts zu Amsterdam, Leipz. 1861.

**) Voit, a. a. O. Draper. Schmidt's Jahrbücher der ges. Med. Bd. 92. L. Lehmann, Archiv f. wiss. Heilk., Bd. 4.

von stickstoffhaltiger Nahrung im Ueberschuss die Harnstoffausscheidung zunimmt, während doch kein Grund vorliegt eine mit der Vermehrung des Stickstoffgehalts proportional wachsende Beschleunigung des Stoffwechsels zwischen Blut und Geweben anzunehmen. Für die Bildung des Harnstoffs in den Geweben ist dagegen angeführt worden, dass selbst noch im Hunger Harnstoff ausgeschieden wird, und dass auch der mangelhaft ernährte Organismus mehr Harnstoff absondert als dem Stickstoffgehalt seiner Nahrung entspricht. Zur sichern Entscheidung über diese Streitfrage ist weder die erste noch die zweite Reihe der angeführten Beweisgründe genügend, die letztere beweist nur, dass ein Theil des Harnstoffs jedenfalls aus den Geweben entsteht, sie beweist aber nicht, dass auch nur ein Theil, viel weniger dass aller Harnstoff in den Geweben gebildet werde.

Die Annahme, dass das Blut die Bildungsstätte des Harnstoffs sei, ist namentlich von Lehmann und von Bidder und Schmidt vertheidigt worden. Diese Annahme führt unmittelbar zur Hypothese einer so genannten Luxusconsumtion, d. h. einer Ueberführung der in das Blut gelangten stickstoffreichen Nährstoffe unmittelbar in diesem, vor der Abgabe an die Gewebe, sobald ein Ueberschuss stickstoffreicher Nahrung aufgenommen wird. Die oben angegebenen Hauptbeweisgründe für diese Annahme sind jedoch nicht vollkommen einwurfsfrei, da erstens die Nichtauffindung des Harnstoffs in den Geweben das spurweise Vorkommen desselben nicht ausschliesst, auch vielleicht der Harnstoff schneller als die andern Zersetzungsproducte, die man in den Geweben aufgefunden hat, vom Blute aufgenommen wird, und da zweitens immerhin die Möglichkeit nicht bestritten werden kann, dass bei reichlicherer Stickstoffzufuhr ein regerer Stoffwechsel der Gewebe sich einstellt. Indem man dem ersten dieser Einwürfe mehr Gewicht als dem zweiten beilegte, ist man zu einer vermittelnden Ansicht gekommen, welche die Bildung des Harnstoffs theils in die Gewebe, theils in das Blut verlegt, wobei man voraussetzt, dass in dem letzteren nicht nur die aus den Geweben tretenden Vorstufen des Harnstoff sich weiter zersetzten, sondern auch unmittelbar (durch Luxusconsumtion) Harnstoff gebildet werde; diese vermittelnde Ansicht ist gegenwärtig die herrschende geworden. Dagegen vertreten noch Bischoff und Voit, namentlich gestützt auf die Harnstoffausscheidung Hungernder, die Hypothese der Harnstoffbildung in den Geweben; die Harnstoffausscheidung gilt ihnen desshalb als ein Maass des Stoffwechsels der Gewebe, eine Anschauung, die natürlich durch das Stattfinden einer Luxusconsumtion unhaltbar würde. Als Hauptbeweisgrund führen diese Forscher an, dass es unstatthaft erscheine, beim Hungern eine ausschliessliche Harnstoffbildung in den Geweben, bei reichlicher Ernährung dagegen ausserdem noch eine solche im Blut anzunehmen. Dieser Beweisgrund verliert jedoch seine Bedeutung, wenn man erwägt, dass auch beim Hungern nur die ausschliessliche Harnstoffbildung aus den Geweben, nicht in den Geweben erwiesen ist, und dass ausserdem nicht entfernt ein Grund vorliegt, einen solchen functionellen Gegensatz zwischen Blut und Geweben zu statuiren, wie die genannten Gegner der Luxusconsumtion ihn aufstellen *).

*) Bischoff und Voit, die Gesetze der Ernährung des Fleischfressers, Leipzig u. Heidelberg 1860.

Der Harnstoff steht unter den stickstoffhaltigen Bestandtheilen des Harns den unorganischen Endproducten des Stoffwechsels am nächsten 1 Atom Harnstoff geht nämlich unter Aufnahme von 4 Atomen Wasser unmittelbar in kohlensaures Ammoniak über ($C_2 H_4 N_2 O_2 + 4 HO = 2 NH_4 O. CO_2$).

§. 163. Absonderung der Harnsäure und der Hippursäure.

Die Menge der täglich ausgeschiedenen Harnsäure beträgt im Mittel 1,183 Grm. Die Absonderung der Harnsäure ist, wie die des Harnstoffs, abhängig von dem Stickstoffgehalt der Nahrung, indem sie mit der Stickstoffzufuhr steigt. Doch gilt dies nicht für verschiedene Arten von Organismen, denn der Harn der Grasfresser ist zwar harnsäurefrei, aber der Harn der Fleischfresser enthält weit weniger Harnsäure als derjenige des von gemischter Nahrung lebenden Menschen. Durch reichliches Wassertrinken soll nach Genth die Harnsäureausscheidung abnehmen. Durch Muskelarbeit soll sie nach Ranke zunehmen. Sehr bedeutend pflegt neben Harnstoffverminderung die Harnsäurezunahme des Harns in manchen krankhaften Zuständen, namentlich bei allen acuten mit Fieber verbundenen Krankheiten, zu sein sowie nach Virchow bei Vergrösserungen der Milz. Die Harnsäure stammt gleich dem Harnstoff aus der Zersetzung der stickstoffhaltigen Gewebe; ihr nächster Ursprung ist jedoch unbekannt. Sie selbst aber geht höchst wahrscheinlich innerhalb des Organismus zum Theil in Harnstoff über.

Die Fälle, in denen der Harnsäuregehalt des Harns abnorm vermehrt ist, sind wohl meistens auf eine mangelhafte Ueberführung der Harnsäure in Harnstoff zurückzuführen; zuweilen, wie bei Milzvergrösserungen (Leukämie), mag auch eine vermehrte Bildung von Harnsäure vorliegen, da die Milz nach der chemischen Untersuchung ihres Saftes ein harnsäurebildendes Organ ist. (Vergl. §. 139). Bei manchen Thieren (Vögeln, Schlangen) bleibt die Umsetzung der stickstoffhaltigen Körperbestandtheile grösstentheils auf der Harnsäurestufe stehen, und es tritt dann diese in grösster Menge im Harn auf. Die Umsetzung der Harnsäure in Harnstoff wird ausser durch die in §. 161 erwähnten Versuche von Wöhler und Frerichs auch dadurch wahrscheinlich, dass man die Harnsäure künstlich durch Oxydationsmittel (Bleisuperoxyd) in Oxalsäure, Allantoin und Harnstoff zerfällen kann. Die Zersetzung, welche die Harnsäure innerhalb des Organismus erfährt, scheint eine ganz ähnliche zu sein, da Wöhler nach dem Einnehmen von Harnsäure neben der Zunahme des Harnstoffs Oxalsäure im Harn auftreten sah *).

Die Hippursäure kommt im menschlichen Harn in noch geringerer Menge als die Harnsäure vor; ihre Menge steigt etwas nach dem Genuss vegetabilischer Nahrungsmittel, namentlich aber nach dem Genuss von Benzoësäure. Weit reicher als der menschliche ist der Harn

---

*) Genth, Archiv f. gem. Arbeiten, Bd. 3. Ranke, über Ausscheidung der Harnsäure, München 1858. Wöhler und Frerichs a. a. O.

der pflanzenfressenden Säugethiere an dieser Säure; sie soll hier in Folge von Muskelarbeit zunehmen und bei der Ruhe sinken.

Da die Hippursäure eine mit Glycin gepaarte Benzoësäure ist (s. §. 15), so erklärt sich ihr Erscheinen nach Benzoësäuregenuss aus der Verbindung dieser mit dem in der Galle gebildeten Glycin. Hierfür spricht, dass nach Kühne bei Unterbindung des ductus choledochus die Benzoësäure als solche im Harn erscheint, und dass nach Kühne und Hallwachs das nämliche stattfindet, wenn man die Benzoësäure, statt sie in den Magen zu bringen, direct in's Blut spritzt, wo sie allzuschnell in den Harn übertritt. Nach Marchand soll auch die Zimmtsäure, nach Buchheim und Kühne die Bernsteinsäure die Hippursäure im Harn vermehren *).

§. 164. Absonderung des Wassers und der Salze.

Die Absonderung des Wassers durch die Nieren ist abhängig theils von der Menge des aufgenommenen theils von der Menge des durch die andern Absonderungsorgane, Haut, Lungen und Darm, ausgeschiedenen Wassers. Die Vertheilung der Wasserausscheidung auf diese verschiedenen Absonderungsorgane ist theils durch äussere Momente, wie Temperatur und Feuchtigkeit der Luft, theils durch den Zustand des Nervensystems bedingt, welches letztere namentlich auch auf die Gefässmuskeln der Nieren eine directe Wirkung zu äussern scheint.

Die Menge der abgesonderten Salze wechselt sehr nach der in der Nahrung aufgenommenen Quantität, da ein Ueberschuss zugeführter Salze meistens durch den Harn wieder entfernt wird; am wichtigsten sind unter den Salzen das Chlornatrium, die schwefelsauren und phosphorsauren Alkalien und die phosphorsauren Erden.

Die Absonderung des Chlornatriums ist nicht vollkommen proportional seiner Zufuhr in der Nahrung. Wenn aus dieser fast sämmtliches Kochsalz entfernt wird, so scheidet der Organismus noch fortan merkliche Mengen von Kochsalz aus, und wenn die Kochsalzzufuhr sinkt, so nimmt zwar auch die Kochsalzausfuhr ab, jedoch bei weitem nicht in gleichem Grade: der Organismus kann also aus seinem Blut und seinen Geweben Kochsalz an den Harn abgeben. Steigt umgekehrt die Kochsalzzufuhr über die Norm, so nimmt zwar die Kochsalzausfuhr zu, jedoch wieder nicht in gleichem Grade: der Organismus kann also den Kochsalzgehalt seines Blutes und seiner Gewebe vergrössern. Erst wenn eine längere Zeit die Kochsalzzufuhr constant bleibt, stellt sich auch ein constantes Verhältniss ein zwischen der Aufnahme desselben und der Ausgabe durch den Harn. Die täglichen Schwankungen der Kochsalzausfuhr bei gewöhnlicher Ernährung sind von der Zeit der Nahrungsauf-

*) Duchek, Prager Vierteljahrsschrift, Bd. 3. Kühne und Hallwachs, Arch. f. path. Anatomie, Bd. 12.

nahme abhängig. Das Maximum liegt daher in den Nachmittagsstunden, das Minimum in der Nacht.

Die Schwefelsäure des Harns stammt zum Theil von den in der Nahrung aufgenommenen schwefelsauren Alkalien, zum grösseren Theil aber von der Oxydation des Schwefels der Albuminate und ihrer Abkömmlinge her. Aus diesem Grunde geht, abgesehen von der Aufnahme schwefelsaurer Salze, die Ausscheidung der Schwefelsäure vollkommen derjenigen des Harnstoffs parallel: alle Einflüsse, die den letzteren zu- oder abnehmen machen, lassen auch die erstere steigen oder fallen.

Die Ausscheidung der Phosphorsäure ist von der Phosphorsäurezufuhr in ähnlicher Weise abhängig wie die Kochsalzausscheidung, sie geschieht bald auf Kosten der Gewebe (bei ungenügender Zufuhr), bald deutet ihre im Verhältniss zur Zufuhr geringe Grösse auf eine vermehrte Zurückhaltung derselben im Blut und in den Geweben hin. Ausserdem steht sie, wegen des Phosphorgehalts mancher Albuminate, mit der Harnstoffausscheidung in ähnlichem Zusammenhang wie die abgesonderte Schwefelsäure. Dies gilt namentlich in Bezug auf die an Erden gebundene Phosphorsäure, da diese vorzugsweise aus den stickstoffhaltigen Bestandtheilen des Blutes und der Gewebe herstammt.

In Versuchen mit möglichstem Ausschluss des Kochsalzes aus der Nahrung, die 5 Tage lang fortgesetzt wurden, fand ich nichts desto weniger die Kochsalzausscheidung, wenn auch in vermindertem Grade, fortdauern. Mit dem hieraus zu ziehenden Schluss, dass Blut und Gewebe einen Theil ihres Kochsalzes verlieren können, stimmen auch die Beobachtungen von Kaupp und von Voit über Kochsalzausscheidung bei Zusatz veränderlicher Kochsalzmengen zur Nahrung überein. Kaupp entleerte bei einer täglich aufgenommenen Kochsalzmenge von 33,6 Grm. 27,302 Grm. Kochsalz im Harn, bei 14,2 Grm. Zufuhr 13,573 Grm. und bei 1,5 Grm. Zufuhr 3,573 Grm. *).

§. 165. Absonderungsprocess in der Niere.

Das in die Niere einströmende Blut spaltet sich in derselben in die drei die Niere verlassenden Flüssigkeiten Harn, Lymphe und Venenblut. Das Venenblut ist der nach Abscheidung von Harn und Lymphe übrig bleibende Rest. Die Lymphe entsteht aus dem in die Gewebsspalten der Niere eindringenden Plasma und vielleicht, da die Lymphräume überall die Harnkanäle umgeben, zum Theil aus der in die letzteren bereits abgesonderten, in die Lymphräume zurück diffundirenden Flüssigkeit.

Die Structurverhältnisse der Niere machen die Vermuthung wahrscheinlich, dass die Abscheidung des Harns auf einer Filtration aus dem Blute beruht. Als die Stätten dieser Filtration können nur die

---

*) Wundt, Journal f. prakt. Chemie, 1852. Kaupp, Bischoff, Voit, Genth a. a. O. Ausserdem vergl. die Giessener Inauguraldissertationen von Mosler, Gruner, Hegar, Winter, 1852—53.

Gefässknäuel in den Enden der Harnkanälchen betrachtet werden. Eine Bestätigung dieser Ansicht gibt die durch Ludwig gemeinsam mit Goll und Hermann festgestellte Thatsache, dass die Harnabsonderung abhängig ist von dem Blutdruck, indem Zunahme des letztern die Absonderung vermehrt, Abnahme desselben sie vermindert; dabei muss jedoch die Verminderung des Blutdrucks einen gewissen Grad erreichen, bis die Stockung der Harnsecretion merklich wird, und es ist dies derselbe Grad der Druckverminderung, bei welchem auch der venöse Blutabfluss aus der Niere merklich verlangsamt wird. Dass jener Filtrationsprocess von den Gefässknäueln aus geschieht, wird hauptsächlich durch den Einfluss, welchen die Hemmung des venösen Blutabflusses auf die Secretion ausübt, bewiesen. Diese Hemmung erzeugt nämlich rasch eine völlige Stockung der Harnabsonderung. Würde nun die Filtration aus den die Harnkanälchen umgebenden Gefässen geschehen, so liesse eine Blutstauung in den Venen, welche den Blutdruck in diesen Gefässen vermehrt, im Gegentheil eine vergrösserte Absonderung erwarten. Geschieht dagegen die Absonderung aus den Gefässen des Glomerulus, so muss dieselbe durch jede venöse Stauung gehemmt werden, da nach dem oben in Fig. 57 gezeichneten Schema die Vene des Knäuels in dessen Centrum entspringt, bei starker Anfüllung also die an der Innenwand des Harnkanälchens gelegenen Arterienzweige an diese Wand pressen und dadurch deren Lumen verengern muss; ebenso wird bei Ueberfüllung der Harnkanälchen mit Flüssigkeit ein Druck auf die Gefässe des Knäuels ausgeübt, durch welchen die Secretion gehemmt wird. Eine Stockung in den Venen kann unter normalen Verhältnissen nicht eintreten, wohl aber kann nicht nur der arterielle, die Secretion befördernde Druck sondern auch der durch die Anfüllung der Harnkanälchen in entgegengesetzter Richtung wirkende, die Secretion hemmende Druck Schwankungen erfahren. Beide Schwankungen müssen sich jedoch innerhalb enger Grenzen bewegen, da der erhöhte Blutdruck, indem er durch vermehrte Secretion den Druck in den Harnkanälchen steigert, durch diese seine Wirkung alsbald wieder herabgesetzt wird, und ebenso umgekehrt. Innerhalb der Grenzen aber, in welchen der Druckunterschied sich bewegen kann, muss von der Grösse desselben nicht nur die Menge des abgesonderten Harns, sondern auch seine Zusammensetzung abhängig sein. Natürlich bleibt der Blutdruck stets der überwiegende, und der entgegengesetzt wirkende Druck in den Harnkanälchen kommt nur als Abzug desselben in Anschlag. Ist dieser Abzug gross, überwiegt also der Blutdruck nur wenig, so wird offenbar die secernirte Flüssigkeit sich auch nur langsam in den Harnkanälchen bewegen, da aber zugleich die letzteren, wenn sie den Blutdruck beträchtlich hemmen, stark angefüllt sind, so wird die schon secernirte Flüssigkeit leichter als sonst in die umgebenden Lymphräume diffundiren. Dadurch wird also die Menge des in den Harnkanälchen befindlichen Secretes vermindert, und es muss

ausserdem die Zusammensetzung desselben eine Veränderung erfahren, da die Wandung der Harnkanälchen nicht für jeden Bestandtheil des Secretes gleich leicht durchgängig ist. Diese Voraussage wird durch die Erfahrungen über den Einfluss der Absonderungsgeschwindigkeit auf die Beschaffenheit des Harns vollkommen bestätigt. Indem Hermann das unmittelbar aus den Harnleitern träufelnde Secret auffieng, stellte er fest, dass von zwei Nieren eines und desselben Thieres diejenige, die in einer bestimmten Zeit mehr Wasser ausscheidet als die andere, auch mehr Kochsalz und Harnstoff liefert; doch nimmt, so lange die Hemmung der Absonderung mässig ist, das Wasser in höherem Grad ab als der Harnstoff und das Kochsalz, der Procentgehalt an diesen Stoffen nimmt also zu; bei einer stärkeren Hemmung der Absonderung dagegen (z. B. durch zeitweiligen Verschluss der Harnleiter) nimmt der Gehalt an Harnstoff und Kochsalz wieder sehr bedeutend ab, und letzteres kann sogar bis auf Spuren verschwinden. Hieraus folgt, dass Wasser, Kochsalz und Harnstoff (und dem letzteren entsprechen vollkommen in ihrem Verhalten die Schwefelsäure und Phosphorsäure) auf ihrem Weg durch die Niere aus den Harnkanälen in die Lymphräume zurückkehren können, dass sie aber dies mit ungleicher Geschwindigkeit thun, indem das Wasser am raschesten, der Harnstoff am langsamsten durch die Wandungen der Harnkanäle hindurchgeht. Hiernach kann die Zusammensetzung des aus den Papillen der Niere secernirten Harns wechseln, auch wenn die ursprünglich aus den Gefässknäueln in die Harnkanälchen ergossene Flüssigkeit die nämliche geblieben ist. Kommen jedoch beträchtliche Schwankungen des Druckes vor, so hat dies wahrscheinlich auch auf die ursprüngliche Filtration aus dem Blute schon Einfluss, und zwar ist nach den über die Filtration durch thierische Membranen gemachten Erfahrungen zu erwarten, dass mit zunehmendem Ueberwiegen des Blutdrucks relativ mehr feste Bestandtheile mit dem Wasser in die Harnkanälchen transsudiren. Eine directe Bestätigung dieser Folgerung ist unmöglich, doch beobachtet man, dass bei sehr bedeutendem Steigen des Blutdruckes der Harn eiweisshaltig wird, dass also ein Blutbestandtheil, der bei gewöhnlichem Druck nicht in den Harn übergeht, bei sehr gesteigertem Druck in demselben erscheint.

Nach den angegebenen Erfahrungen können einige wichtige Erscheinungen der Harnabsonderung aus den Gesetzen der Diffusion abgeleitet werden. Diese letzteren sind aber nicht genügend, um den ganzen Absonderungsprocess zu erklären. Die dem Harn eigenthümlichen Stoffe, Harnstoff, Harnsäure, Kreatinin und die Harnsalze, treten im Harn in einem quantitativen Verhältnisse auf, wie es niemals zu Stande kommt, wenn Blutplasma zuerst durch eine indifferente Membran filtrirt wird und dann noch einmal mit einer von Blutplasma wenig verschiedenen Flüssigkeit (der Lymphe) diffundirt. Hieraus kann nur geschlossen werden, dass die Membran der Harnkanälchen keine indifferente Membran ist,

sondern dass sie auf bestimmte Stoffe chemische Anziehungen ausübt, während sie andere Stoffe (z. B. Eiweiss und Fibrin) abstösst. Die Harnabsonderung ist sonach als ein zusammengesetzter Filtrations- und Diffusionsprocess zu definiren, bei welchem die Beschaffenheit der Membran durch ihre chemische Anziehung das Product der Diffusion beeinflusst. Hiermit stimmt auch überein, dass, wie oben angeführt wurde, bei einem beträchtlich steigenden Gegendruck in den Harnkanälchen die dem Harn eigenthümlichen Stoffe wieder an Menge beträchtlich abnehmen. Wenn nämlich durch jenen Gegendruck die Bewegung des Secretes so verlangsamt wird, dass dasselbe lange Zeit mit der Membran der Harnkanälchen in Berührung bleibt, während zugleich durch den Druck in den Harnkanälchen die Transsudation in die Lymphräume begünstigt ist, so wird gleichsam eine umgekehrte Harnabsonderung stattfinden, d. h. es wird in die Lymphräume eine Flüssigkeit diffundiren, welche die eigenthümlichen Bestandtheile des Harns in vorwiegender Menge enthält, während eine an denselben verarmte Flüssigkeit zurückbleibt. So allein wird es erklärlich, dass z. B. bei sich steigerndem Harndruck der Kochsalzgehalt des Harns, welcher ursprünglich denjenigen des Blutes weit übertraf, wieder unter den letztern herabsinken kann, was nach den blossen Diffusionsgesetzen unmöglich wäre.

Den Beweis, dass die Erhöhung des Blutdrucks in den Glomerulis die Absonderung des Harns verstärkt, haben Ludwig und Goll geführt, indem sie bald durch Erregung der Vagi oder durch Blutentziehungen den Druck in den Arterien verminderten, bald durch Wiedereinspritzen des defibrinirten Blutes oder durch Unterbindung grösserer Arterien den Druck vergrösserten. Wird in diesen Fällen der Druck sehr bedeutend gesteigert, so können zugleich Stoffe in die Harnkanälchen treten, für welche diese sonst nicht permeabel sind: so wird nach Unterbindung der Aorta unterhalb des Abgangs der Nierenarterien Eiweiss im Harn gefunden. Vervollständigt wurde dieser Beweis durch Hermann, der das Secret beider Nieren während ihrer gleichzeitigen Thätigkeit mit einander verglich. Es ergab sich, dass niemals beide Absonderungen sich vollkommen gleich verhielten, sondern dass stets aus dem einen Ureter eine grössere Harnmenge austräufelte als aus dem andern: dabei zeigten sich constant diejenigen Unterschiede in beiden Absonderungen, die zu erwarten waren, wenn alle Secretionsdifferenzen auf Unterschiede im Filtrationsdruck zurückgeführt wurden. Darauf aber, dass es nicht bloss der Blutdruck in den Glomerulis sondern zugleich der in entgegengesetzter Richtung wirkende Druck der secernirten Flüssigkeit in den Harnkanälchen sei, wodurch die Harnabsonderung bestimmt werde, hat zuerst Löbell hingewiesen. Er fand, dass, wenn der Druck der im Ureter angesammelten Flüssigkeit 7 bis 10 Millim. Quecksilber beträgt, die Harnabsonderung aufhört, da, sobald man den Ureter durch ein Manometer verschliesst, das Quecksilber in demselben sehr schnell auf die genannte Höhe steigt, dann aber auf dieser verbleibt. Dagegen fand Hermann, dass, wenn der Verschluss längere Zeit (2 Stunden und mehr) dauert, der Druck im Ureter allmälig weit mehr sich steigert und endlich die Höhe von 40 Millim. erreicht. Dabei ist aber das Angesammelte kein Harn mehr, sondern eine Flüssigkeit, die kaum mehr Harnstoff

und Kochsalz, dafür aber viel Kreatin enthält. Demnach waren schon bei einem niedrigeren Druck die Harnbestandtheile zurückdiffundirt, dafür aber noch fortan Wasser und andere Stoffe, die theils Bestandtheile theils (wie das Kreatin) Zersetzungsproducte der Niere sind, ausgeschieden worden. Auf die Möglichkeit, dass die in die Harnkanälchen ergossene Flüssigkeit in die Lymphräume zurückdiffundiren könne, hat erst Ludwig hingewiesen, durch die von ihm gemeinsam mit Zawarykin gemachten Ermittelungen über die Lymphwege der Niere veranlasst. Als Bestätigung führt er an, dass Nieren, in welchen die Absonderung durch Verschluss des Ureters gestockt hat, ödematös sind, d. h. dass sie reichlich Flüssigkeit in ihren Lymphräumen enthalten. Diese Thatsache ist jedoch nicht sicher erweisend, da die Lymphräume auch direct von den Blutgefässen aus, wenn die Aussonderung aus dem Blut in die Harnkanäle gehemmt ist, sich füllen können. Jedenfalls ist letzteres Moment als ein mitwirkendes anzusehen und erklärt sich hieraus namentlich leicht die eigenthümliche Veränderung der Zusammensetzung, welche der in den Harnkanälen stockende Harn durch Diffusion mit der Flüssigkeit der umgebenden Lymphräume erfährt *).

Die Stoffe, welche die Niere absondert, sind sämmtlich im Blute enthalten. Die Drüse filtrirt zwar diese Stoffe nicht bloss, sondern sie übt eine gewisse chemische Thätigkeit aus, doch aber erstreckt sich diese chemische Thätigkeit nicht auf die Ueberführung der Stoffe in neue Verbindungen, sondern bloss auf die Anziehung der vorhandenen zu nachheriger Ausscheidung. Man betrachtet desshalb allgemein die Niere als ein blosses Excretionsorgan. Aber es ist hiebei zu beachten, dass in der Niere ein sehr reger Stoffwechsel thätig ist, und dass im Nierengewebe aus den Blutbestandtheilen einzelne Stoffe, wie Taurin, Cystin, wahrscheinlich auch Kreatin, Inosit, bereitet werden, die zwar gewöhnlich nicht in merklicher Menge in das Secret übergehen, die aber doch unter Umständen in demselben auftreten können. Auf die Beziehung dieses regen Stoffwechsels zur Absonderungsthätigkeit deutet die Beobachtung Bernard's hin, dass in der Niere, ähnlich wie in andern Drüsen, das Venenblut während der Secretion eine hellrothe Farbe annimmt. So scheinen denn auch einzelne der abzusondernden Stoffe noch innerhalb der Niere ihre letzte Zersetzung zu erfahren; namentlich ist nicht unwahrscheinlich, dass ein Theil des auszuscheidenden Harnstoffs erst innerhalb der Niere aus Harnsäure sich bildet.

Wie es eine Grenze zwischen Excretions- und eigentlichen Secretionsdrüsen überhaupt nicht gibt, da jede Drüse das eine oder das andere immer nur in überwiegendem Mass ist, so gilt dies auch von der Niere. Doch muss nach allen Erfahrungen der Niere ihre Rolle als vorwiegendes Excretionsorgan gewahrt bleiben. Man hat hiergegen eingewandt, dass nach Exstirpation der Nieren nicht so viel Harnstoff im Blute sich anhäufe, als diese Ansicht erwarten liesse. Dagegen haben aber Bernard und Bareswil wahrscheinlich gemacht, dass der geringe Harnstoffgehalt des Blutes nach Exstirpation der Nieren sich aus der weitern Zer-

*) Goll, Zeitschr. f. rat. Med., 2. R. Bd. 3. Hermann, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 36. Ludwig, ebend. Bd. 48.

setzung des Harnstoffs erklärt: namentlich soll hierauf die reichlichere Ausscheidung von Ammoniaksalzen durch den Magensaft hindeuten. Die in Bezug auf den Harnstoffgehalt des Nierenarterien- und Nierenvenenblutes gefundenen Unterschiede beweisen, da sie sehr unbedeutend sind, nur so viel, dass die Absonderung des Harns nicht durch einen blossen Filtrationsprocess von statten gehen kann, was sich ja auch schon aus dem geringen Procentgehalt des Arterienblutes an Harnstoff ergibt. Dass es nicht bloss Filtration sondern zugleich ein gewisser Grad chemischer Anziehung ist, wodurch die Niere die Harnbestandtheile ausscheidet, hat man auch aus dem gänzlichen Fehlen des Eiweisses im Harn gefolgert. Diese Thatsache verliert natürlich ihre Beweiskraft, wenn man der Annahme Hoppe's folgt, dass das Albumin gar nicht in wahrer Lösung im Blutserum enthalten und desshalb auch nicht filtrationsfähig ist. Ferner ist hervorzuheben, dass die Harnkanälchen auch für Albuminate nur so lange undurchgängig zu sein pflegen, als diese in bestimmten Mengen oder in einem bestimmten Zustande im Blute enthalten sind. So erscheint nach Einspritzen von Wasser oder von andern die Blutkörperchen lösenden Substanzen ins Gefässsystem alsbald Eiweiss im Harn (§. 161), ebenso scheint die von mir gemachte Beobachtung, dass der Mangel des Kochsalzes in der Nahrung nach einiger Zeit Albuminurie hervorruft, auf eine Beziehung dieses Salzes zur Zurückhaltung des Eiweisses im Blute hinzudeuten. Anderseits sind jedoch unverkennbar die in der Niere selbst vor sich gehenden chemischen Processe auf diese Zurückhaltung des Eiweisses von Einfluss. Hierauf deutet hin, dass, wie Heynsius bemerkt hat, Eiweiss gegen saure Flüssigkeiten und namentlich auch gegen Harn sehr schwer diffundirt. Da nun die freie Säure in der Niere entsteht, so bewirkt der chemische Process, der sie erzeugt, zugleich die Zurückhaltung des Eiweisses. Ebenso kann man sich denken, dass überhaupt durch den Stoffwechsel der Niere Stoffe erzeugt werden, die nicht selbst in den Harn übergehen, sondern im Gegentheil wahrscheinlich in das Blut zurücktreten, die aber, indem sie das Parenchym der Niere durchtränken, bestimmte Stoffe leichter als andere diffundiren lassen. Hiermit stimmt auch überein, dass nach dem Tode die endosmotischen Eigenschaften der Harnkanälchen sich wesentlich verändern, indem ein durch die Blutgefässe der todten Niere getriebener Blutstrom keinen Harn mehr sondern eine Flüssigkeit, wie sie nach den allgemeinen Gesetzen für die Diffusion durch feuchte Membranen zu erwarten ist, in die Harnkanälchen übertreten lässt. — Eine Wirkung der Nerven auf die Harnsecretion ist durch sichere Beobachtungen noch nicht ermittelt. Der Einfluss psychischer Affecte lässt auf eine solche Wirkung zurückschliessen: ob aber in diesem Fall die Nerven durch Einwirkung auf die Gefässmuskeln bloss den Blutstrom reguliren, oder ob sie, ähnlich wie in den Speicheldrüsen, direct auf die Secretion wirken, ist noch nicht ermittelt *).

Die auf die erörterten Thatsachen und Schlussfolgerungen gegründeten Theorieen der Harnabsonderung lassen als eine mechanische, eine chemische und eine gemischte sich unterscheiden.

Die mechanische Theorie der Harnabsonderung ist von Ludwig begründet worden. Er nahm an, dass in dem Glomerulus zunächst eine einfache Transsudation aus dem Blute geschehe, dass also hier Plasma nach Abzug von Eiweiss, Faserstoff und Fett in das Harnkanälchen gelange. Die so ergossene Flüssigkeit soll nun in endosmotischen Austausch mit dem Blut der Capillaren treten, welche

*) Bernard und Bareswill, archives gén. de médecine, 1847.

die Harnkanälchen umspinnen, und soll, da dieses Blut durch die Filtration aus dem Glomerulus sehr concentrirt geworden ist, verhältnissmässig beträchtliche Mengen von den in ihm gelösten Stoffen, also namentlich Harnstoff, Harnsäure u. s. w., aufnehmen und dafür Wasser an das Blut abgeben. Ludwig hat neuerdings diese Hypothese insofern wesentlich modificirt, als er nicht mehr den die Harnkanälchen umspinnenden Capillaren, sondern, auf sichere Beobachtungen gestützt, den zwischen ihnen befindlichen Lymphräumen den endosmotischen Austausch mit der Flüssigkeit der Harnkanälchen zuschreibt, und als er zugesteht, dass viele Erscheinungen nicht ohne die Annahme einer specifischen Pormeabilität der Harnkanälchen sich erklären lassen; hiermit hat sich Ludwig der gemischten Hypothese genähert. Die chemische Hypothese ist zuerst von Bowman aufgestellt worden. Er nahm an, dass in den Glomerulis Wasser aus dem Blute ausgeschieden werde, und dass dann dieses auf seinem Weg durch die Harnkanälchen die von den Epithelzellen der letzteren aus dem Blut angezogenen festen Harnbestandtheile auswasche. Von Donders und Wittich ist diese Hypothese etwas modificirt worden. Beide nehmen an, dass den Epithelzellen der Harnkanälchen nur für Harnstoff und Harnsäure eine Absonderungsfunction zukomme, und dass in den Glomerulis nicht reines Wasser, sondern eine salzhaltige Flüssigkeit secernirt werde, ja Wittich setzt voraus, dass diese Secretion in den Glomerulis nur eine Filtration sei, und dass desshalb hier auch das Eiweiss des Blutplasmas transsudire, letzteres soll aber von den Secretionszellen, die eine grosse Verwandtschaft zum Eiweiss besitzen, wieder aufgenommen und an das Blut zurückgegeben werden. Für die secretorische Function der Zellen des Harnkanälchenepithels führt v. Wittich an, dass man bei Vögeln Ablagerungen von Harnsäure in diesen Zellen antrifft. Aus der Gesammtheit der oben angeführten Thatsachen ergibt sich, dass weder die mechanische noch die chemische Hypothese zur Erklärung der Erscheinungen genügt, sondern dass eine gemischte Hypothese nothwendig wird, welche die Harnabsonderung als einen zusammengesetzten Filtrations- und Diffusionsprocess betrachtet, bei welchem jedoch der eigenthümliche Stoffwechsel des secernirenden Organs den Membranen, durch welche Filtration und Diffusion stattfinden, eine solche Beschaffenheit ertheilt, dass gewisse Stoffe in besonders reichlicher Menge transsudiren, während andere nicht in das Secret übergehen können *).

§. 166. Ausscheidung des Harnes.

Die Ausscheidung des Harns aus den Ausführungsgängen, den Harnleitern, und dem Aufbewahrungsbehälter, der Harnblase, geschieht theils durch den Druck des secernirten Harns theils durch die Contractionen der muskulösen Wandungen jener Organe. Dabei kann die Flüssigkeit stets nur in der Richtung nach aussen weiter gefördert werden, da die Beschaffenheit der Nierenpapillen ebenso den Rücktritt aus den Uretern in die Harnkanälchen, wie die schiefe Durchbohrung der Blasenwand von

*) Ludwig, Wagner's Handwörterb. der Physiologie, Bd. 2, Lehrb. der Physiol. Bd. 2, Wiener med. Wochenschrift 1864. Bowman, philos. transact., 1842. Donders, Physiologie, Bd. 1. v. Wittich, Archiv f. patholog. Anatomie, Bd. 10.

den Uretern den Rücktritt aus der Blase in die Ureteren unmöglich machen. Der in der Harnblase angesammelte Harn kann noch seine Beschaffenheit verändern, indem bei längerem Aufenthalt desselben und namentlich bei kräftiger Anregung anderer Secretionen das Wasser und in geringerem Grade die festen Harnbestandtheile wieder in das Blut aufgenommen werden. Der Eingang der Blase in die Harnröhre wird durch eine Falte der vordern Blasenwand geschlossen gehalten: dieser Verschluss weicht nur, wenn der Druck in der Blase theils durch die Elasticität ihrer Wandung bei bedeutender Anfüllung theils durch die Contraction der in der Wandung enthaltenen Muskelfasern beträchtlich gesteigert wird. Eine active Muskelthätigkeit findet somit gewöhnlich nur zum Zweck der Eröffnung der Blase statt, wobei die Zusammenziehung der Längsmuskelfasern der Blasenwandung durch die Bauchpresse unterstützt wird. Nur bei starker Anfüllung der Blase kann durch Contraction der Kreismuskelfasern des Blasenhalses dem Druck, welcher sonst den Harn in die Harnröhre pressen würde, entgegengewirkt werden.

Der Rücktritt von Harnbestandtheilen aus der Blase in das Blut durch allmälige Diffusion wurde von Kaupp nachgewiesen. Derselbe fand, dass der Mensch um so mehr Wasser, Harnstoff und Salze im Harn entleert, je häufiger er den Harn lässt. Dieser Rücktritt aus der Blase wird beträchtlich beschleunigt, wenn gleichzeitig die Schweisssecretion sehr gesteigert wird. So fand ich, dass durch Einwickelungen des Körpers in nasse kalte Tücher anfangs die Nierensecretion stark zunimmt, dass aber später, wenn die Tücher sich erwärmen und Schweiss ausbricht, sehr schnell ein nicht kleiner Theil der secernirten Harnbestandtheile wieder resorbirt wird *).

Man nimmt häufig an, dass eine tonische Zusammenziehung des Blasensphincters stets Bedingung für den Nichtausfluss des Harns sei. Diese Annahme wird aber dadurch widerlegt, dass auch die todte Harnblase noch den Harn hält. Heidenhain und Colberg behaupten zwar, dass bei lebenden Thieren ein viel grösserer Flüssigkeitsdruck zur Eröffnung der Blase erforderlich sei. Aber dieses Resultat liesse sich leicht aus einer erst bei stärkerem Druck eintretenden Contraction des Sphincter erklären, wie eine solche ja auch aus der Beobachtung am Menschen hervorgeht, ohne dass man nöthig hat einen dauernden Tonus vorauszusetzen. Uebrigens widerspricht v. Wittich direct, auf eigene Versuche gestützt, den Angaben obiger Beobachter **).

3. Verhältniss der Absonderungen zu der aufgenommenen Nahrung.

§. 167. Gleichgewicht der Einnahmen und Ausgaben.

Als das normale Verhältniss der Absonderungen zu der aufgenommenen Nahrung muss beim erwachsenen Thier dasjenige bezeichnet wer-

*) Kaupp, Archiv f. physiol. Heilk., 1856. Wundt, Archiv f. gem. Arb., Bd. 3.
**) Heidenhain u. Colberg, Müllers Arch. 1854. v. Wittich, Königsberger med. Jahrbücher, Bd. 3.

den, bei welchem die sämmtlichen Theile des Thierleibes in ihrer qualitativen und quantitativen Zusammensetzung unverändert bleiben, bei welchem also für den Organismus im Ganzen und für jedes einzelne Gewebe desselben ein Zustand des Gleichgewichts der Einnahmen und Ausgaben vorhanden ist. Jenes Verhältniss zu bestimmen ist nur auf empirischem Wege und immer nur annähernd möglich, da es nicht bloss bei verschiedenen Thierindividuen sondern vielfach auch bei einem und demselben Individuum schwankt. Das Gleichgewicht der Einnahmen und Ausgaben wird gestört, sobald entweder die Ausgaben grösser sind als die Einnahmen, wo ein Gewebsverbrauch eintritt, oder sobald die Einnahmen grösser sind als die Ausgaben, wo ein Gewebsansatz sich einstellt. Die Anzeichen, die man zur Erkenntniss des Gleichgewichtszustandes der Einnahmen und Ausgaben benützt, sind: erstens die Unveränderlichkeit des gesammten Körpergewichts und zweitens die qualitative und quantitative Identität der in einer gegebenen Zeit gelieferten elementaren Absonderungsproducte mit den in derselben Zeit aufgenommenen elementaren Nahrungsstoffen.

Die Schwierigkeiten der Bestimmung einer gerade genügenden Nahrungsquantität ergeben sich leicht aus dem Obigen. An und für sich kann dieser Punkt des Gleichgewichts zwischen Mehrausgabe und Mehreinnahme nur durch Probiren gefunden werden. Dabei ändern sich sehr leicht die Bedingungen des Verbrauchs. Um diese möglichst constant zu erhalten, stellt man die Untersuchung zunächst an, während das Thier in ziemlich dauernder Muskelruhe ist und die Wärmeableitung nach aussen gleich bleibt. Selbst bei Einhaltung aller Vorsichtsmassregeln ist es aber nur möglich den Zustand des Gleichgewichts der Einnahmen und Ausgaben für den Organismus im Ganzen festzustellen, ohne dass man dabei sicher weiss, ob dieser Gleichgewichtszustand auch für die einzelnen Gewebe existirt, ja selbst die Bestimmung des Gleichgewichts für den Organismus im Ganzen ist meistens noch unsicher. Früher begnügte man sich mit der Nachweisung der Unveränderlichkeit des Körpergewichts. Dies ist natürlich durchaus ungenügend, da im einen Gewebe ein Verbrauch stattfinden kann, der durch den Ansatz in einem andern Gewebe compensirt wird. Man erkennt daher jetzt allgemein erst die Gleichheit der Einfuhr und Ausfuhr als beweisend an und setzt voraus, dass nur, wenn gleich viel an Stickstoff, Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff und Salzen ein- und ausgeführt wird, ein wirkliches Gleichgewicht stattfindet. Aber diese Vergleichung der Einnahmen und Ausgaben ist in den meisten Untersuchungen noch keine vollständige, da man gewöhnlich nicht alle Einnahmen und Ausgaben direct, sondern die Ausgaben durch Lungen und Haut nur aus dem nach Abzug aller übrigen Ausgaben von den Einnahmen, unter Berücksichtigung etwaiger Veränderungen des Körpergewichts, sich ergebenden Rest bestimmt. Angenommen aber, man habe auch alle Einnahmen und Ausgaben direct ermittelt, so ist damit ein Gleichgewicht nur für die einzelnen Gruppen der Gewebe erwiesen, für jedes besondere Gewebe aber ist dasselbe höchstens wahrscheinlich gemacht. Denn hat man z. B. ermittelt, dass in einer gegebenen Zeit der Gehalt des Organismus an Stickstoff durch das Gleichgewicht zwischen Ein- und Ausfuhr constant geblieben ist, so ist das noch kein Beweis, dass alle stickstoffhaltigen Gewebe unverändert geblieben sind, der Stickstoff in den Mus-

keln kann ja etwa abgenommen haben, während die andern stickstoffhaltigen Gewebe oder das Blut an Stickstoff zunahmen. Die Möglichkeit der Compensation wird selbst durch die sorgfältigste Vergleichung der Ein- und Ausfuhr nur in engere Grenzen eingeschlossen. — Bei allen diesen Untersuchungen gilt es ferner als Regel, dass nur längere Zeitperioden und viele auf einander folgende Beobachtungsreihen zu sicheren Schlüssen verwerthbar sind. Auch diese nothwendige Vorsichtsmassregel führt jedoch wieder den Uebelstand mit sich, dass, sobald die dargebotenen Nahrungsmittel mit denjenigen, an die der Organismus gewohnt ist, nicht völlig übereinstimmen, leicht durch pathologische Veränderungen die Versuche getrübt werden.

Zur Herstellung eines Gleichgewichtszustandes zwischen Einnahmen und Ausgaben ist nicht eine bestimmte Form der Nahrung erforderlich, sondern es können verschiedene Nahrungsmittel jenen Gleichgewichtszustand herbeiführen, sobald sie nur die einfachen Nahrungsstoffe, welche der Körper zum Wiederersatz bedarf, in genügender Menge enthalten. Es ist dabei aber im Allgemeinen von jedem Nahrungsmittel oder von jeder Mischung von Nahrungsmitteln eine verschiedene Menge zur zureichenden Ernährung erforderlich, und ändert sich damit auch die Menge und Zusammensetzung der Absonderungen. Wir haben daher hier die verschiedenen Ernährungsweisen, bei welchen ein Gleichgewicht des Stoffwechsels möglich ist, näher zu betrachten. Bis jetzt kann dies nur sehr unvollständig geschehen, da gegenwärtig hauptsächlich erst über die zureichende Ernährung des Fleischfressers einige Untersuchungen vorliegen.

Bei ausschliesslicher Fleischfütterung bedarf es für den Fleischfresser einer ziemlich grossen Menge zugeführter Nahrung, um das Gleichgewicht herzustellen. Dabei ist aber zugleich die hierzu nothwendige Fleischmenge von der Qualität und Quantität der vorausgegangenen Ernährung abhängig. Ein zuvor in zureichendem Masse mit Fleisch gefütterter Hund bedarf nach Bischoff und Voit zur Herstellung des Gleichgewichts zwischen Einnahmen und Ausgaben täglich ungefähr $^1/_{20}$ bis $^1/_{25}$ seines Körpergewichts (auf 1 Kilogr. Körpersubstanz 50 bis 40 Grm. Fleisch). Unter dieser Grenze tritt Abmagerung, Gewebsverbrauch, über sie hinaus Gewichtszunahme, Gewebsansatz ein. Hat dagegen das Thier zuvor eine aus Fleisch und Fett gemengte oder eine ausschliesslich aus Brod bestehende Nahrung genossen, so ist nur $^1/_{17}$ des Körpergewichts an Fleisch erforderlich (60 Grm. auf 1 Kilogr.) um den Gleichgewichtszustand zu erhalten. Ebenso bedürfen Thiere, die zuvor gemästet wurden, einer grösseren Quantität Fleisch, damit ihr Körpergewicht unverändert bleibt.

So fanden Bischoff und Voit, dass ein zuvor mit Fleisch gefütterter Hund von etwa 34 Kilogr. Körpergewicht um 12 Grm. abnahm, wenn er auf 1 Kilogr. Körpergewicht 34 Grm. Fleisch erhielt, dagegen um 82 Grm. zunahm, wenn er 43,3 Grm. Fleisch erhielt. War aber Brodfütterung vorangegangen, so nahm sein Gewicht bei 32,35 Grm. Fleisch auf 1 Kilogr. um 244 Grm. ab. Die Ursache des Mehrbedarfs nach vorausgegangener Fleisch- und Fettnahrung ist klar, da diese gemischte Nahrung, wie wir unten sehen werden, weit besser ernährt, als Fleisch,

ein bessergenährtes Thier aber auch mehr Nahrung bedarf, um das Gleichgewicht der Einnahmen und Ausgaben zu erhalten. Der nach Brodfütterung eintretende Mehrbedarf dagegen erklärt sich aus der Veränderung der Gewebe, indem Brodfütterung die Gewebe reicher an Wasser macht, welches Wasser bei eintretender Fleischfütterung rasch wieder entleert und durch feste Gewebsbestandtheile ersetzt wird. (Vergl. §. 170).

Bei Fütterung mit Fleisch und Fett oder mit Fleisch und Kohlenhydraten sowie mit Fleisch und Leim genügt eine geringere Nahrungsmenge, um den Gleichgewichtszustand herzustellen.

So fand nach Bischoff und Voit bei demselben Hunde, der mindestens 40 Grm. Fleisch auf 1 Kilogr. Körpergewicht täglich bedurfte, um an Gewicht gleich zu bleiben, bei ungefähr 13 Grm. Fleisch und 5 Grm. Fett, also zusammen 18 Grm. Nahrung auf 1 Kilogr., eine geringe Gewichtszunahme statt. Auch hier ist natürlich, wenn das Thier schon gemästet ist, der tägliche Bedarf zur Erhaltung des Gleichgewichts grösser *).

§. 168. Stoffwechsel bei überschüssiger Ernährung.

In vielen Fällen nimmt ein Organismus mehr Nahrung auf, als er unbedingt bedarf, um sein Körpergewicht constant zu erhalten, ohne dass dabei immer eine Zunahme der Körpergewichts stattfindet. Man bezeichnet diese Hereinziehung überschüssigen und nicht zur bleibenden Verwendung kommenden Stoffs in den thierischen Stoffwechsel als Luxusconsumtion. Bei der Luxusconsumtion wird ohne Zweifel ein Theil des zugeführten Ernährungsmaterials innerhalb des Blutes oxydirt und zersetzt und dann wieder aus dem Organismus ausgeschieden, ohne Bestandtheil der eigentlichen Gewebe gewesen zu sein. So fanden Bidder und Schmidt, dass bei einer Katze, für welche bei reiner Fleischnahrung nahezu 90 Gramme der gesammten (aus Fleisch, Wasser und Sauerstoff gemischten) Nahrung auf 1 Kilogr. Körpergewicht zur Erhaltung des Gleichgewichts genügten, diese Menge bis fast auf 124 Gramme gesteigert werden durfte, ohne dass ein Gewebsansatz eintrat, indem die Ausfuhr in entsprechendem Maasse zunahm. In andern Fällen erfolgt zwar ein Gewebsansatz, aber derselbe ist bei weitem nicht so gross, dass etwa sämmtlicher den zur Erhaltung des Körpergewichts nothwendigen Bedarf überschreitender Nahrungsstoff angeeignet würde, sondern es verfällt immer noch ein Theil des Ueberschusses der Luxusconsumtion, und zwar im Allgemeinen ein um so grösserer Theil, je beträchtlicher der Ueberschuss über den gerade nothwendigen Bedarf ist.

Bischoff und Voit haben die Luxusconsumtion geläugnet, indem sie voraussetzten, dass alle assimilirte Nahrung in die Gewebe übergehe, also mit jedem zugeführten Ueberschuss zunächst auch ein Gewebsansatz und erst in Folge des

---

*) Bischoff und Voit, die Gesetze der Ernährung des Fleischfressers, Leipzig und Heidelberg 1860.

letztern eine gesteigerte Umsetzung verbunden sei. Diese Annahme beruht auf der Beobachtung, dass überschüssig zugeführte Nahrung anfänglich immer das Körpergewicht erhöhe bis zur Herstellung eines neuen Gleichgewichtszustandes. Gesetzt nun auch, diese Beobachtung, der die oben angeführten Angaben von Bidder und Schmidt geradezu widersprechen, bestätigte sich als allgemein richtig, so wäre damit die Existenz einer Luxusconsumtion doch noch nicht widerlegt, denn es könnte immerhin ein bestimmter Theil der stickstoffhaltigen Nahrung im Blute selbst und nicht in den Geweben sich in Harnstoff umwandeln. Die Annahme einer Oxydation stickstoffhaltiger Bestandtheile im Blute ist aber um so wahrscheinlicher, weil das Blut, wie aus der Untersuchung der respiratorischen Veränderungen desselben hervorgeht, ganz sicher der Sitz von Oxydationsprocessen ist. Auch liegt kein anderer specieller Grund vor, wesshalb dem Blute, einer Flüssigkeit, die von den Gewebssäften nicht wesentlich verschieden ist, eine Ausnahmsstellung unter den Körperbestandtheilen angewiesen werden sollte *).

§. 169. Stoffwechsel bei ungenügender Ernährung.

Im Hungerzustand, bei Enthaltung aller Nahrungsstoffe mit Ausnahme des gasförmigen Sauerstoffs, scheidet der Organismus fortan Stoffe durch Nieren, Haut und Lungen aus, indem seine Körperbestandtheile aufgebraucht werden. Dieser Verbrauch ist um so grösser, je bedeutender die Masse des Thieres ist. Daher wird auch im Verlauf der Hungerzeit, weil die Masse des Thieres fortan abnimmt, der tägliche Gesammtverlust immer geringer. Diese Abnahme des Gesammtverlustes während der Hungerzeit ist jedoch grösser als der Abnahme der Masse des Thieres entspricht, so dass nicht bloss der absolute sondern auch der proportionale Gesammtverlust geringer wird. So fanden Bischoff und Voit während einer 6-tägigen Hungerperiode in den ersten 2 Tagen einen täglichen Gesammtverlust von 18 Grm. auf 1 Kilogr., am 3. und 4. Tag einen solchen von 16 Grm., und an den letzten 2 Tagen von 14 Grm. auf 1 Kilogr. Körpergewicht. Der Tod tritt nach Bidder und Schmidt bei der Katze ein, wenn das Körpergewicht durch den eingetretenen Verlust ungefähr auf die Hälfte seiner ursprünglichen Grösse herabgesunken ist.

Dem vollständigen Hunger reiht sich diejenige Ernährung an, bei welcher nur ein einzelner Nahrungsstoff, der für sich allein nicht den Wiederersatz der verloren gegangenen Gewebsbestandtheile vermitteln kann, dargereicht wird. Leim und leimgebendes Gewebe sind trotz ihrer Verwandtschaft mit den Albuminaten und der Wirkung, die sie gemischt mit Albuminaten haben, für sich ungenügend zur Ernährung. Dasselbe gilt selbstverständlich von allen denjenigen Nahrungsstoffen, in welchen solche Elemente fehlen, die den Geweben wesentlich sind, also namentlich von allen stickstofffreien Nahrungsstoffen, wie Fett,

---

*) Bidder und Schmidt, die Verdauungssäfte und der Stoffwechsel. Bischoff und Voit a. a. O.

Stärke, Zucker. Der Organismus verhungert in diesen Fällen nur etwas langsamer als bei gänzlicher Entziehung der Nahrung. Noch langsamer gehen die Thiere dem Hungertod bei der Fütterung mit zu geringen Mengen einer sonst vollständigen Nahrung entgegen.

Reine Brodfütterung genügt beim Hunde zur Erhaltung des Körpergewichts nur dann, wenn das Brod in steigender Menge genossen wird, und zwar kann die erforderliche Quantität innerhalb eines Monats nahezu sich verdoppeln. Bei der Katze genügt ausschliessliche Brodfütterung nicht zur Erhaltung des Lebens.

Bischoff und Voit fütterten ihren Hund 41 Tage mit Brod. Sie bedurften dabei zur annähernden Erhaltung des Körpergewichts während der ersten 6 Tage im Mittel 14 Gr. täglich, vom 31. bis 36. Tag 28 Gr. täglich auf 1 Kilogr. Körpergewicht. Grössere Mengen von Brod gehn unverdaut wieder ab. Ist der Hund wohl ernährt, so nimmt er anfangs bei der Brodfütterung an Gewicht ab. Doch scheint, dass, wo auch ein Gleichbleiben des Gewichts sich findet, doch häufig die festen Körperbestandtheile an Masse abnehmen, dabei aber die Gewebe wasserreicher werden. Es ist desshalb zweifelhaft, ob nicht auch beim Hunde nach längerer Zeit die Brodnahrung ungenügend würde. Ein längerer Versuch mit ausschliesslicher Brodfütterung als die 41-tägige Reihe von Bischoff und Voit existirt nicht.

§. 170. Vertheilung der Einnahmen.

Nachdem wir die wichtigsten Momente des Gesammtstoffwechsels erörtert haben, bleibt uns die Frage zu beantworten übrig, wie die einzelnen Einnahmen sich auf die einzelnen Gewebe, und wie hinwiederum die einzelnen Ausgaben sich au die einzelnen Absonderungsorgane vertheilen. Die erste dieser Aufgaben, die Vertheilung der Einnahmen auf die Einzelgewebe, lässt bis jetzt nur ungefähr und auf indirectem Wege sich lösen. Den nächsten Anhaltspunkt hierzu bietet theils der Gewichtsverlust, welchen die einzelnen Gewebe während der Hungerzeit erfahren, theils der Gewichtszuwachs, welcher auf dieselben bei einer überschüssigen Ernährung kommt. Man kann schliessen, dass in denjenigen Geweben, welche die beträchtlichere Stoffabnahme zeigen, auch der Stoffverbrauch der grössere ist. Misslicher ist schon der Schluss aus der relativen Zunahme der einzelnen Gewebe beim Stoffansatz, da diese sich verschieden verhalten kann, je nachdem der eine oder andere Nahrungsstoff im Ueberschuss zugeführt wird. Nach den Versuchen von Chossat, Schmidt und Schuchardt über den Gewichtsverlust der einzelnen Organe während der Hungerzeit ist der Verbrauch des Fettes bei weitem am bedeutendsten, nach ihm kommt das Blut sowie eine Reihe blutreicher Organe (wie Milz, Leber, Pankreas), geringer ist der Verbrauch in den Muskeln, am geringsten in den Därmen, Lungen, Nieren, der Haut und den Knochen. Im Wesentlichen stimmen damit auch die Resultate von Boussingault

über die Gewichtszunahme der einzelnen Gewebe bei der Ueberfütterung überein.

Wenn das Gewicht des betreffenden Gewebes bei normaler Ernährung = 100 gesetzt wird, so ist der bis zum Hungertod eingetretene Gewichtsverlust folgender:

	nach Chossat	nach C. Schmidt
Fett	93,3	91,3
Blut	61,7	90,4
Milz	71,4	70,2
Pankreas	64,4	84,5
Leber	52,0	64,7
Därme	42,4	27,8
Muskeln	42,4	65,0 (mit den Sehnen)
Lungen	22,4	10,5
Haut	33,3	5,7

Die Zahlen von Chossat sind den frischen Geweben von Vögeln, die Zahlen von Schmidt den getrockneten Geweben von Säugethieren entnommen. Da sich beide auf die Vergleichung der Gewebe verschiedener Thiere stützen müssen, so beanspruchen sie natürlich nur eine annähernde Richtigkeit. In einzelnen Punkten weichen die von Chossat und Schmidt ausgeführten Messungen sehr von einander ab, so namentlich in Bezug auf die Gewichtsveränderung von Hirn und Rückenmark. Nach Chossat beträgt dieselbe nur 9, nach Schmidt 32,9 proc. Mit der Beobachtung von Chossat stimmt überein, dass nach Boussingault auch bei der Mästung das Hirngewicht der Vögel sich nicht merklich verändert. Zu beiden obigen Zahlenreihen stimmt es ferner, dass im allgemeinen bei überschüssiger Ernährung mehr Fett als Muskelsubstanz angesetzt wird. Da jedoch die von Boussingault ausgeführten Analysen gemästeter Thiere sich sämmtlich auf eine Nahrung beziehen, die beträchtliche Quantitäten stickstofffreier Substanz enthält, so lässt sich aus denselben kein allgemeinerer Schluss ziehen. Mit der vorzugsweise aus dem Gewebsverbrauch verhungernder Thiere sich ergebenden Wahrscheinlichkeit, dass das Fett, nicht die Muskelsubstanz, dem schnellsten Verbrauch unterworfen ist, sind auch die später anzuführenden Beobachtungen über den Stoffwechsel bei der Muskelthätigkeit leicht vereinbar *).

Ueber die Veränderungen, welchen die Vertheilung der Einnahmen an die Einzelgewebe mit der Veränderung der Ernährung unterworfen ist, lassen sich vorerst nur höchst unvollständige Aufschlüsse gewinnen. Bis jetzt sind nur zwei Elemente, der Stickstoff und der Kohlenstoff, und beide nicht einmal vollständig, durch den Stoffwechsel hindurch verfolgt; es lässt sich also auch im äussersten Fall nur angeben, wie der Ansatz oder Verbrauch der stickstoffhaltigen Körperbestandtheile zu dem Ansatz und Verbrauch der übrigen sich verhält. Aus den Untersuchungen von Bischoff und Voit geht hervor, dass bei reichlicher Zufuhr von Fleisch die stickstoffhaltigen Gewebe an Masse zunehmen, und es scheint, dass selbst dann, wenn die Fleischzufuhr geringer ist und die Körper-

*) Chossat, mémoires des savants étrangers, t. VIII. Schuchardt, dissert. Marburg. 1847. Boussingault, annales de chimie et de phys. 3. sér. t. XIV. Bidder u. Schmidt a. a. O.

masse im Ganzen abnimmt, die stickstoffhaltigen Gewebe immer noch eine relative Zunahme zeigen. Zusatz von Leim zur Fleischnahrung begünstigt diesen Ansatz von Muskelfleisch, obgleich der Leim selbst kein Nahrungsstoff ist. Bei reichlicher Fleischnahrung findet aber zugleich auch eine vermehrte Fettbildung statt, indem sich, wie es scheint, ein Theil der aufgenommenen Albuminate in Fett und einen stickstoffreichen Paarling spaltet. Hat man die Fleischnahrung mit Fett oder Kohlenhydraten gemengt, so fällt ein kleinerer Antheil des Gewichtszuwachses auf die stickstoffhaltigen Gewebe und ein mit der Menge stickstofffreier Nahrung wachsender auf das Fettgewebe; dabei wirkt die Darreichung von Fett mehr auf den Fettansatz als die Darreichung der Kohlenhydrate.

Wird Fett, Kohlenhydrat oder Leim allein oder auch eine Mischung von Leim mit Fett oder Kohlenhydrat dargereicht, so findet jedoch weder Fleisch- noch Fettansatz statt, sondern der Erfolg ist der nämliche wie bei gänzlicher Entziehung der Nahrung. Bei einer zureichenden oder auch überschüssigen Nahrung einer bestimmten Art stellt sich, wenn die Quantität dieser Nahrung die nämliche bleibt, bald auch eine constante Zusammensetzung der Gewebe ein, die immer mit dem Gleichgewicht der Einnahmen und Ausgaben verbunden ist. Aenderungen in der Zusammensetzung, der Gewebe kommen dagegen immer bei einem Wechsel der Ernährungsweise vor, sie sind stets zugleich von Störungen in dem Gleichgewicht der Einnahmen und Ausgaben begleitet. Ein auffallendes Beispiel dieser Art ist die rasche Verminderung des Wassergehalts der Gewebe, die nach Bischoff und Voit beim Uebergang des Hundes aus einer Brod- und Wassernahrung zu reiner Fleischnahrung sich einstellt, und auf die aus der reichlichen Wasserausscheidung durch die Nieren mit Sicherheit geschlossen werden kann.

Zur Erläuterung der obigen Sätze lassen wir zunächst eine aus den Versuchen von Bischoff und Voit zusammengestellte Tabelle über ausschliessliche Fleischnahrung und über Fleisch- und Fettnahrung hier folgen. Dieselbe ist grösstentheils den von Ludwig aus den einzelnen Versuchsperioden berechneten Mittelzahlen entnommen.

Nro.	Beobachtungsdauer.	Tägliche Nahrung an Fleisch	Tägliche Nahrung an Fett	Sickstoffgehalt der tägl. Nahrung	Aenderung des Gesammtgewichts	Aenderung des Stickstoffgewichts d. Gewebe (hypothetisch).
1	2 Tage	300	0	10,2	—617	—10,4
2	„	600	0	20,4	—412	— 5,5
3	„	900	0	30,6	—253	— 3,0
4	„	1200	0	40,8	— 24	— 2,3
5	3 Tage	1800	0	61,2	— 70	+29,4
6	7 „	1800	0	61,2	—136	+6,4
7	7 „	1800	0	61,2	+241	+26,0
8	4 „	1800	0	61,2	+479	+11,3

Nro.	Beobachtungsdauer	Tägliche Nahrung an Fleisch	an Fett	Stickstoffgehalt der tägl. Nahrung	Aenderung des Gesammtgewichts	des Stickstoffgewichts d. Gewebe (hypothetisch).
9	2 Tage	2000	0	68,0	— 89	+24,4
10	5 „	2000 u. 2100	0	68,0 u. 71,4	+1592	+46,4
11	3 „	2500	0	85,0	+853	+10,6
12	10 „	150	250	5,1	- 161	—28,2
13	5 „	700	150	23,8	—485	—13,2
14	31 „	500	250	17,0	+4543	+61
15	3 „	1000	250	34,0	+654	+13
16	4 „	1500	250	51,0	+1175	+16
17	7 „	1800	250	61,2	+1715	+28
18	3 „	2000	250	68,0	+143	+12

Bei näherer Besichtigung dieser Reihe ergibt sich sogleich, dass es sehr verfehlt wäre, wenn man die in der letzten Columne aufgezeichneten Zahlen wirklich als die richtigen Angaben des veränderten Stickstoffgehalts der Gewebe betrachten wollte. Man kann aus der Vergleichung dieser und der vorhergehenden Columne höchstens das oben ausgesprochene qualitative Resultat erschliessen, und selbst dieses muss hinsichtlich einiger Punkte noch als zweifelhaft gelten. So ist es namentlich unerwiesen, ob bei einer Abnahme des Gesammtgewichts trotzdem eine absolute Zunahme des Stickstoffgewichts (Nro. 5, 6 u. 9) oder selbst eine so beträchtliche relative Zunahme desselben, wie sie in einigen Fällen (z. B. Nro. 8 u. 11) zu sehen ist, möglich sei, da hier leicht in Wirklichkeit keine absolute und jedenfalls eine viel unbeträchtlichere relative Zunahme des Stickstoffgehalts stattgefunden kaben könnte, wenn irgend eine andere nicht zu vernachlässigende Quelle der Stickstoffausgabe übersehen worden wäre. Denn aller Stickstoff, der etwa auf andere Weise als in der Form von Harnstoff aus dem Körper ausgeschieden wurde, muss von der für den Stickstoffansatz der Gewebe aufgestellten Zahl abgezogen werden. In der That weist nun fast die ganze obige Tabelle darauf hin, neben dem Harnstoff noch andere Formen der Stickstoffausfuhr anzunehmen, da man andernfalls genöthigt wird, die unwahrscheinlichsten Annahmen zu machen. Wenn z. B. in Nro. 7 bei einer Stickstoffzufuhr von 61,2 Grm. 26 Grm. Stickstoff angesetzt werden, so entspricht dieser Stickstoffbetrag ungefähr einer Fleischmenge von 764 Grm. Wird demnach aller Stickstoff in Form von Fleisch angesetzt, wie Bischoff und Voit annehmen, so übertrifft der Fleischansatz allein die Zunahme des Körpergewichts, die nur 241 Grm. beträgt, um 523 Grm. Um dieses Deficit zu erklären, werden Bischoff und Voit zu der Annahme genöthigt, dass der Organismus, während er Fleisch ansetzte, zugleich 523 Grm. stickstofffreier Verbindungen ausschied, also theils Fett verbrannte, theils einen Ueberschuss von Wasser secernirte. Dagegen geht aus den Versuchen selbst mit grosser Wahrscheinlichkeit hervor, dass jenes Deficit theils aus anderweitiger Stickstoffausgabe theils aus dem in kürzerer Zeit nie vollkommen mit dem Ansatz oder Verbrauch der Gewebe gleichen Schritt haltenden Schwanken des Körpergewichts zu erklären ist. Die anderweitige Stickstoffausgabe wird durch das constante Vorkommen des Deficits angedeutet. Die Schwankungen des Körpergewichts können aber an und für sich nur in grösseren Zeiträumen die Schwankungen in dem Bestand der Gewebe annähernd treu wiedergeben. In kürzeren Zeiträumen kann leicht eine Ansammlung oder eine unge-

wöhnlich rasche Entleerung der Excrete, namentlich der Excremente, für Gewebsansatz oder für ungewöhnlichen Gewebsverbrauch genommen werden. Um diesen Fehler auszugleichen, dazu sind die meisten der benützten Versuchsreihen zu kurz, und die von den Beobachtern ausgeführte Trennung des Kothes nach seinem Aussehen in Fleischkoth, Fleisch- und Fettkoth u. s. w. dürfte kaum die nöthige Sicherheit bieten.

Bischoff hatte in früheren Untersuchungen ein noch weit constanteres Stickstoffdeficit im Harn beobachtet. Der im Harnstoff ausgeschiedene Stickstoff betrug im Mittel um $1/3$ weniger als der in der Nahrung aufgenommene. Bischoff vermuthete damals, dass dieses Deficit von einem theilweisen Uebergehen des Harnstoffs im Blute und in der Harnblase in kohlensaures Ammoniak herrühre, und noch jetzt ist er geneigt dies für einzelne Thiere zuzugeben, versichert aber, dass es bei dem zu den neuen Versuchen benützten Hunde entschieden nicht stattgefunden habe. Der Beweis hierfür liegt ihm darin, dass bei einer Fleischfütterung von gewissem Mass (bei dem benützten Hunde 1800 Grm. täglich) ebenso viel Stickstoff im Harnstoff ausgeschieden als in der Nahrung aufgenommen wurde. Wenn nun in der That bei einer Fleischfütterung von dieser Grösse eine längere Zeit hindurch das Körpergewicht constant bliebe und zugleich zwischen der Stickstoffaufnahme und Harnstoffausgabe vollkommenes Gleichgewicht bestünde, so wäre jener Beweis vielleicht als triftig anzuerkennen, aber weder findet man bei Prüfung der Versuchstabellen eine genügende Constanz des Körpergewichts noch ein genügendes Gleichgewicht der Ein- und Ausfuhr des Stickstoffs (vgl. Nro. 5—8).

Sind so schon die Schlüsse aus den Beobachtungen, in welchen annäherndes Gleichgewicht zwischen Ein- und Ausfuhr des Stickstoffs stattfindet, unsicher, weil jenes Gleichgewicht nie ein constantes ist und daher immer ein zufälliges sein kann, so sind es noch weit mehr die Schlüsse aus den zahlreicheren Beobachtungen, in welchen die Stickstoffausscheidung von der Stickstoffeinfuhr erheblich abweicht. In seiner früheren Arbeit hatte Bischoff bei jeder Gewichtszunahme ein Wachsthum, bei jeder Gewichtsabnahme ein Sinken der Fleischmasse des Thieres vorausgesetzt; wo diese Rechnung ein Deficit in dem durch den Harnstoff entleerten Stickstoff ergab, nahm er an, dass derselbe auf andern Wegen entfernt werde. Jetzt bemisst er umgekehrt den Ansatz oder Verlust der Gewebe bloss nach dem Verhältniss zwischen dem entleerten Harnstoff und dem aufgenommenen Stickstoff, indem er, wo die Nahrung mit der Veränderung des Körpergewichts nicht stimmt, einen Verbrauch von Fett und Wasser voraussetzt. Beträchtliche Veränderungen in dem Wassergehalt der Gewebe beim Uebergang von Brod- zu Fleischfütterung ergeben sich in der That deutlich aus den Versuchen. So z. B. wenn der Hund nach 41-tägiger Brodfütterung, während deren er im Mittel etwa 700 Cub.-Cm. Wasser täglich trank und ebenso viel Harn secernirte, nun plötzlich beim Uebergang zu einer Fleischfütterung von 1800 Grm., wobei er nur sehr wenig Wasser mehr trank, in den ersten 7 Tagen nach beendigter Brodfütterung eine Harnmenge zwischen 1700 und 1200 Grm. secernirte. Die Beweiskraft dieser Beobachtungen ist mit Unrecht bestritten worden. Dagegen mussten die von Bischoff und Voit über den Ansatz oder den Verbrauch von Fett geäusserten Vermuthungen zweifelhaft bleiben, da keine Vergleichungen des ausgeschiedenen mit dem aufgenommenen Kohlenstoff ausgeführt waren. In dieser Beziehung haben die neueren Beobachtungen von Pettenkofer und Voit wesentlich die frühere Untersuchung ergänzt. Als sie dem Hunde 400 Grm. Fleisch und 250 Grm. Stärkmehl täglich darreichten, so war vollständiges Gleichgewicht

der Einnahmen und Ausgaben hergestellt, es enthielt der Harnstoff sämmtlichen aufgenommenen Stickstoff und die Kohlensäure sämmtlichen aufgenommenen Kohlenstoff. Als dagegen ebenso viel Fleisch und 200 Grm. Fett verabreicht wurden, erschien zwar aller Stickstoff, nicht aber aller Kohlenstoff wieder, und als umgekehrt 400 Grm. Fleisch mit 250 Grm. Leim gegeben wurden, kam weniger Stickstoff aber mehr Kohlenstoff in den Excreten vor, als in der Nahrung enthalten war. Hieraus ist zu schliessen, dass im ersten Fall Fett angesetzt, im zweiten Fall Fleisch angesetzt und angesetztes Fett verbraucht wurde. Da selbst bei einer etwas reichlicheren Fleischfütterung noch kein Stickstoff angesetzt wird, so muss hiernach der Leim, wie es schon Bischoff und Voit ausgesprochen hatten, als ein indirecter Nährstoff betrachtet werden, d. h. als ein Stoff, der selbst nicht ernährt, der aber die Ernährungsfähigkeit der Albuminate steigert; hiermit stimmt auch überein, dass der Leim den Harnstoffgehalt des Harns vermehrt. Bischoff und Voit haben diesen Einfluss des Leims so gedeutet, dass sie ihn für ein dem Eiweiss nur in sehr grossen Mengen äquivalentes Nahrungsmittel nehmen. Doch ist es dann unerklärlich, wie eine kleine Menge Leim, die für sich den Hungertod nicht hinausschieben würde, den Gewebsansatz bei Fleischnahrung schon merklich begünstigen kann. Hier scheint es viel einfacher dem Leim den Eiweisskörpern gegenüber eine ähnliche Rolle zuzuerkennen, wie sie (s. unten) Pettenkofer und Voit den Kohlenhydraten gegenüber den Fetten zusprechen, nämlich anzunehmen, dass die im Blute stattfindende Harnstoffbildung durch den Leim gedeckt wird und daher mehr Eiweiss in die Gewebe übergehen kann. Freilich kommt man aber damit wieder auf die so genannte Luxusconsumtion hinaus.

Bei übermässiger Fleischfütterung erscheint weniger Kohlenstoff in der Exspirationsluft, als in der Nahrung enthalten war, aber sämmtlicher Stickstoff erscheint im Harn wieder. Man kann in dieser Thatsache einen Beweis sehen für die Fettbildung aus Albuminaten, da der zurückgebliebene Kohlenstoff der Albuminate nicht wohl anders denn als Fett angesetzt worden sein kann. Weil bei der Ernährung mit Fett und Fleisch verhältnissmässig mehr Kohlenstoff verschwindet als bei der Ernährung mit Kohlenhydraten und Fleisch, so vermuthen Pettenkofer und Voit, dass die Kohlenhydrate nicht selbst zur Fettbildung verwendet werden, sondern dass sie nur den Ansatz des aus den Eiweisskörpern sich abspaltenden Fettes begünstigen, indem sie dasselbe vor der Oxydation schützen*).

§. 171. Vertheilung der Ausgaben.

Die Vertheilung der Ausgaben auf die verschiedenen Absonderungsorgane ist grossen Schwankungen unterworfen theils nach der Beschaffenheit der aufgenommenen Nahrung theils — was damit grösstentheils zusammenhängt — nach der Beschaffenheit der Organismen. Der Mensch nnd die ihm verwandten Organismen (Fleischfresser und Omnivoren) scheiden bei normaler Ernährung am meisten durch Haut und Lungen sowie durch die Nieren, am wenigsten durch den Darm aus. Dagegen scheiden die Grasfresser durch den Darm am meisten, durch Haut und Lungen nahezu ebenso viel und durch die Nieren am wenigsten aus.

*) Bischoff und Voit a. a. O. Pettenkofer und Voit, Annalen der Chemie und Pharmacie, 1862, Supplementbd. 2.

Dieser Gegensatz hat hinsichtlich der Darmausscheidung eine geringere Bedeutung für den Stoffwechsel, da durch den Darm vorzüglich die gar nicht zur Ernährung verwendeten Stoffe abgehen und daher auch bei den Carnivoren und Omnivoren erhebliche Zunahmen der Darmausscheidung eintreten können, wenn viel unverdauliche Nahrung aufgenommen wird. Bedeutungsvoller ist der quantitative Unterschied zwischen beiden Reihen von Organismen hinsichtlich des Harns und der Perspiration, indem die letztere bei den Fleischfressern der Nierenausscheidung ungefähr gleich steht, während sie bei Grasfressern dieselbe sehr beträchtlich übertrifft.

Vergleicht man die von C. Schmidt an der Katze und die von Boussingault am Pferde angestellten Untersuchungen, so ergibt sich aus diesem einzelnen Beispiel folgendes Verhältniss zwischen Carnivoren und Herbivoren. Bei Gleichgewicht zwischen Einnahmen und Ausgaben werden von 100 Theilen aufgenommener Nahrung ausgeschieden

durch den Darm		durch die Nieren		durch Haut und Lunge	
Carnivore	Herbivore	Carnivore	Herbivore	Carnivore	Herbivore
14,68	31,93	27,59	5,54	27,73	22,70

Der Mensch entleert nach Valentin von 100 Theilen aufgenommener Nahrung 6,7 durch den Darm, 49,3 durch die Nieren, 42,6 durch Haut und Lungen.

Ueber die Vertheilung der einzelnen Stoffe auf die verschiedenen Absonderungsorgane geben die folgenden kleinen Tabellen Aufschluss.

1. Stoffwechsel der Katze, nach C. Schmidt.

Für 1 Kilogr. in 24 Stunden.

Aufgenommen	C	H	N	O	Wasser	Salze
In der Nahrung	6,209	0,851	1,390	2,184	60,164	0,441
Durch die Lunge	—	—	—	18,632	—	—
Ausgeschieden						
Durch Haut u. Lunge	5,542	0,644	0,008	19,932	9,569	—
„ die Niere	0,592	0,197	1,380	0,853	49,877	0,409
„ den Darm	0,075	0,010	0,002	0,031	0,718	0,032

Die Beobachtungszeit betrug 9 Tage, das mittlere Gewicht des Thieres 3,228 Kilogr.

2. Stoffwechsel des Menschen, nach Barral.

Für 1 Kilogr. in 24 Stunden.

Aufgenommen	C	H	N	O	Wasser
In der Nahrung	7,7	1,2	0,6	7,0	42,1
Durch die Lunge	—	—	—	22,3	—
Ausgeschieden					
Durch Haut u. Lunge	7,06	1,09	0,31	28,94	17,31
„ die Niere	0,32	0,06	0,23	0,17	22,56
„ den Darm	0,32	0,05	0,06	0,19	2,23

Die Beobachtungszeit betrug 5 Tage, das mittlere Körpergewicht 47,5 Kilogr.

3. Stoffwechsel der Turteltaube, nach Boussingault.

Für 1 Kilogr. in 24 Stunden.

Aufgenommen	C	H	N	O	Wasser	Salze
In der Nahrung	35,98	4,88	2,56	32,55	12,74	2,00
Durch die Lunge	—	—	—	107,10	—	—
Ausgeschieden						
Durch Darm u. Niere	7,50	0,92	1,69	6,38	29,98	1,98
„ Haut u. Lunge	28,28	3,96	0,87	26,17	18,39	0,02

Die Beobachtungszeit betrug 7 Tage, das mittlere Körpergewicht 186,08 Grm. *).

Die Veränderungen in der Vertheilung der Ausgaben auf die verschiedenen Absonderungsorgane je nach der Art der Ernährung wurden rücksichtlich der bedeutendsten Unterschiede, die hier vorkommen können (Carnivoren und Herbivoren), oben schon angegeben. Die geringeren Unterschiede, die man bei wechselnder Ernährungsweise eines und desselben Organismus findet, entsprechen dem vollständig. So ergibt sich aus den Beobachtungen von Bischoff und Voit, dass bei reiner Fleischfütterung mit wachsender Menge des zugeführten Fleisches alle Ausgaben wachsen, dass aber die Ausscheidung durch die Nieren beträchtlicher wächst als die Ausscheidung durch Haut und Lungen. Weit geringer ist das Wachsthum der Nierenausscheidung bei steigender Nahrungszufuhr, wenn das Fleisch mit Fett oder mit Kohlenhydraten gemischt ist, während in diesen Fällen die Perspiration verhältnissmässig bedeutender zunimmt. Doch erhöht sich zugleich nach Pettenkofer und Voit die Sauerstoffaufnahme in geringerem Masse, so dass sie gar nicht mehr allen in der Kohlensäure ausgeschiedenen Sauerstoff zu decken vermag. Im Hungerzustand vermindern sich alle Absonderungen bedeutend an Menge, doch in sehr verschiedenem Grade: am beträchtlichsten sinkt der ausgeschiedene Harnstoff, weit weniger die ausgeschiedene Kohlensäure. Bei ausschliesslicher Fütterung mit Fett verhalten sich beide Ausscheidungen nahezu wie im Hungerzustand.

Die wesentlichsten das Verhältniss der Perspiration zur Nierenabsonderung betreffenden Momente ergeben sich indirect schon aus den Ernährungstabellen von Bischoff und Voit. Direct ist auf das Verhältniss der Kohlensäure- zur Harnstoffausscheidung aber erst in den neueren Untersuchungen von Pettenkofer und Voit Rücksicht genommen. Sie erhielten von einem 30—35 Kilogr. schweren Hunde als Maximalmenge der täglichen Harnstoffentleerung, bei 2500 Grm. Fleischnahrung, 180,8 Grm., als Maximalmenge der täglichen Kohlensäure, bei 1800 Grm. Fleisch und 350 Grm. Fett, 840,4 Gr. Nach 10-tägigem Hungern sank die Harnstoffmenge auf 8,3 Grm., also auf weniger als $^1/_{20}$, die Kohlensäuremenge auf 289,4 Grm., d. h. auf etwa $^1/_3$ der ursprünglichen Grösse. Als der

*) Bidder und Schmidt, die Verdauungssäfte und der Stoffwechsel. Boussingault, annales de chimie et de physique, 3. sér., t. XIX. Barral, statique chimique des animaux, Paris 1850.

Hund 400 Grm. Fleisch und 250 Grm. Stärkmehl erhielt, schied er 30 Grm. Harnstoff und 540 Grm. Kohlensäure täglich aus, was dem Gleichgewicht der Einnahmen und Ausgaben entspricht. Bei der Fütterung mit Kohlenhydraten ist die aufgenommene Sauerstoffmenge geringer, als nach der in der ausgeschiedenen Kohlensäure enthaltenen Sauerstoffmenge zu erwarten wäre. Dies ist nur erklärlich, wenn man annimmt, dass der Ueberschuss der Kohlensäure unmittelbar aus den Kohlenhydraten frei wird, indem dieselben nebenbei Wasserstoff oder eine wasserstoffreiche Verbindung ausscheiden. In der That wurde in diesen Fällen eine Exhalation von Wasserstoffgas und von Grubengas nachgewiesen. Doch ist zu bemerken, dass überhaupt die Bestimmung des eingeathmeten Sauerstoffs die geringste Sicherheit bietet, weil derselbe nicht direct gemessen sondern nur aus der Veränderung des Körpergewichts berechnet wurde.

§. 172. Stoffwechsel bei Muskelarbeit.

Ueber die Veränderungen, welche der Stoffwechsel erfährt, wenn der Organismus eine grössere oder kleinere Arbeit leistet, existirt noch keine Untersuchung, in der mit einiger Vollständigkeit gleichzeitig die verschiedenen Elementarstoffe der Nahrung und der Excrete, namentlich der Kohlenstoff und der Stickstoff, berücksichtigt wären. Wir vermögen daher unsere Schlüsse nur aus getrennten Beobachtungen zu ziehen, von welchen die einen den Kohlenstoff, die andern den Stickstoff durch den Stoffwechsel verfolgen. Das Resultat dieser Schlüsse ist in der allgemeinen Physiologie schon mitgetheilt: jede Muskelarbeit erhöht in beträchtlichem Grade den Verbrauch an Kohlenstoff, während der Stickstoffverbrauch dadurch nur wenig gesteigert wird. Wenn also ein Organismus Arbeit leistet, so bedarf er in einer gegebenen Zeit einer im Ganzen grösseren Nahrungszufuhr, um den Gleichgewichtszustand der Einnahmen und Ausgaben herzustellen, als wenn er unthätig ist, und bei einer ungenügenden Zufuhr verfällt er schneller dem Hungertode; dabei betrifft aber die zur Herstellung des Gleichgewichts nothwendige Steigerung vorzugsweise die stickstofffreien Nahrungs- und Gewebsstoffe.

Eine Steigerung der Kohlensäureausscheidung in Folge von Muskelarbeit wurde schon von Vierordt, von Scharling u. A. beobachtet. Dabei wurden aber immer die nach stattgehabter intensiver Bewegung ausgeathmeten Kohlensäuremengen bestimmt, und war damit also nachgewiesen, dass die Arbeit eine Nachwirkung gesteigerter Kohlenstoffverbrennung hinterlässt. Erst Smith bestimmte die während der Bewegung ausgeathmete Luft- und Kohlensäuremenge und zeigte, dass die Veränderung in der Kohlensäureausscheidung, welche hierbei beobachtet wird, weit beträchtlicher ist als alle von frühern Beobachtern verzeichneten Schwankungen. Während der Bewegung selbst wird die von der Lunge gelieferte Kohlensäuremenge etwa auf das 3fache gesteigert, und die in 24 Stunden gelieferte Menge kann durch gewöhnliche mechanische Arbeit nahezu auf das doppelte gebracht werden. Bei diesen Versuchen ist jedoch weder die Ausscheidung durch die Haut berücksichtigt noch an eine Vergleichung mit dem Kohlenstoff der Nahrung gedacht, noch ist auch die geleistete Arbeit genau gemessen.

Mehr ist dieser Forderung in den Untersuchungen von Voit über die Veränderungen der Harnstoffentleerung genügt. Die zum Theil widersprechenden Angaben früherer Beobachter hat Voit namentlich dadurch beseitigt, dass er den Stoffwechsel seines Hundes im Hungerzustand oder bei einer genau bestimmten Nahrungsmenge untersuchte, während man früher meist die durch erhöhte Nahrungszufuhr bewirkte Harnstoffvermehrung mit als Effect der Arbeit betrachtete. So kam Voit zu dem Resultat, dass der direct durch die Arbeit geforderte Mehrverbrauch von Stickstoff immer nur klein ist, indem die tägliche Harnstoffentleerung nur um wenige Gramme, also um eine im Vergleich mit der Gesammtmenge des gelieferten Harnstoffs sehr geringe Grösse gesteigert wird. Voit hat aus seinen Beobachtungen einen Schluss gezogen, der den in §. 63 ausgesprochenen Folgerungen genau entgegengesetzt ist. Er sagt: die stickstofffreie Nahrung liefert nur Wärme, die stickstoffhaltige neben ihr noch Elektricität und mechanische Arbeit; elektromotorische Kräfte äussern der ruhende Muskel und Nerv, bei der Arbeit geht ein Theil dieser elektromotorischen Kräfte in mechanische Bewegung über. Voit findet eine Bestätigung dieser Hypothese in der Abnahme des Nerven- und Muskelstroms bei der Thätigkeit (der s. g. negativen Stromesschwankung, vergl. §. 197). Wenn man nun auch zugeben muss, dass, wenn Arbeit entsteht wo elektromotorische Kräfte verschwinden, nach dem allgemeinen Princip der Erhaltung der Kraft die Vermuthung gerechtfertigt ist, dass sich Elektricität in Arbeit verwandelt habe, so ist doch die hieran von Voit geknüpfte Deduction durchaus unhaltbar, da dieselbe lediglich von dem Satze ausgeht, den sie beweisen sollte, dass nämlich die Elektricität und folglich auch die mechanische Arbeit einzig und allein in der Zersetzung der Eiweisssubstanzen ihre Quelle habe. Für diesen Satz ist von Voit kein einziger Beweisgrund beigebracht worden. Dagegen werden wir im nächsten Capitel (§. 174) noch Thatsachen kennen lernen, die es umgekehrt äusserst wahrscheinlich machen, dass bei der Arbeit mehr stickstofffreie Substanz verbrannt wird, als der gebildeten Wärme entspricht. Hierdurch werden die oben für unsere Ansicht aufgeführten Beweisgründe wesentlich vervollständigt. Denn die genaueste Vergleichung der Einnahmen und Ansgaben und der geleisteten Arbeit macht hier kein abschliessendes Urtheil möglich, so lange man nicht auch die gebildete Wärme mit in Rücksicht gezogen hat.

VI. Die Wärmebildung.

§. 173. Eigenwärme des Körpers und seiner einzelnen Theile.

Unter den verschiedenen Theilen des menschlichen Körpers haben diejenigen, die leicht ihre Wärme nach aussen abgeben, wie die Hautoberfläche, Mundhöhle und Mastdarm, eine ziemlich wechselnde Eigenwärme. Dagegen ist die Temperatur der innern Theile in hohem Grade constant. Am höchsten steht die Wärme des Blutes, die im Mittel 39⁰ C. beträgt und in normalen Verhältnissen bis gegen 37⁰ sinken und über 41⁰ steigen kann. Die Wärme des Blutes ist veränderlich theils nach der Gefässprovinz, der es angehört, theils nach dem Zustand des

Organismus. Das Blut des rechten Herzens ist etwas wärmer als dasjenige des linken, das Blut der untern Hohlvene etwas wärmer als dasjenige der obern, in höherem Grade übertrifft die Wärme des Lebervenenblutes diejenige des Pfortaderblutes sowie die Wärme des Nierenvenenblutes diejenige des Nierenarterienblutes; ähnliche, wenn auch geringere, Unterschiede scheinen in der Blutwärme der Venen und Arterien aller Körperorgane vorzukommen. Diese Unterschiede werden, wie Ludwig an der Speicheldrüse entdeckt hat, gesteigert durch die Function der Organe. Es lässt sich somit als ein allgemeines Gesetz aussprechen, dass in allen Organen mit Ausnahme der Lungen die Temperatur des Blutes eine mit wachsender Leistung des Organs wachsende Zunahme, in den Lungen aber eine Abnahme erfährt.

Zur Erläuterung obiger Sätze lassen wir eine den Versuchen Cl. Bernard's entnommene Tabelle über das Blut verschiedener Gefässprovinzen vom Hunde hier folgen.

Ort	°C	Zustand des Thieres
Rechtes Herz	38,8	Nüchtern
Linkes Herz	38,6	
Rechtes Herz	39,2	Verdauend
Linkes Herz	39,1	
Pfortader	37,8	Hungernd seit 4 Tagen
Lebervene	38,4	
Pfortader	39,9	Verdauung anfangend
Lebervene	39,5	
Pfortader	39,7	Verdauend
Lebervene	41,3	

Nach diesen Beobachtungen übertrifft die Temperatur des Pfortaderblutes diejenige des Lebervenenblutes nur im Anfang der Verdauung, was mit dem obigen Gesetz über die Temperatursteigerung des Venenblutes bei der Function der Organe übereinstimmt, da im Anfang der Verdauung vorwiegend der Darm, später die Leber nebst den andern grossen Drüsen des Verdauungsapparates in Function ist. Schon vor Bernard hat G. Liebig über die Unterschiede des Arterien- und Venenblutes Beobachtungen in übereinstimmendem Sinne angestellt. Die von ihm angegebenen Unterschiede sind nur durchweg grösser und die Temperaturen selbst geringer, eine Differenz, die wahrscheinlich in der verschiedenen Calibrirung der Thermometer ihren Grund hat *).

Die Eigenwärme der Organe ist theils von der Temperatur des sie durchströmenden Blutes, theils von der ihre Function begleitenden Wärmebildung theils von der grösseren oder geringeren Wärmeableitung abhängig. Die erste und zweite dieser Bedingungen lassen sich niemals streng von einander scheiden, und sie sind auch in der Wirklichkeit

*) G. Liebig, über die Temperaturunterschiede des venösen und arteriellen Blutes, Giessen 1853. Cl. Bernard, comptes rendus, t. XLIII.

nicht von einander geschieden, weil das Blut an der Function der Körperorgane immer wesentlich betheiligt ist. Wir können annehmen, dass in allen den Fällen, in welchen das in den Venen abfliessende Blut eine höhere Wärme als das in den Arterien zufliessende angenommen hat, dies durch die Wärmeentwicklung bei der Function der Organe geschehen ist. Da aber das Venenblut allgemein wärmer als das Arterienblut ist, so können wir folgern, dass mit der Function aller Organe Wärmebildung verbunden ist. Nur in den Lungen und vielleicht auch in der Haut überwiegt der durch die Wärmeausstrahlung bedingte Verlust die bei dem Stoffwechsel dieser Organe geschehende Wärmebildung. Bei vielen in ihrer Function minder lebhaften Organen jedoch macht sich die in ihrem Parenchym stattfindende Wärmebildung nur bei ausnahmsweise gesteigerter Function geltend, das abfliessende Blut ist dann nicht merklich wärmer als das zufliessende, und die Wärme des Organs selber erscheint als ausschliesslich durch die Wärme des durchströmenden Blutes bestimmt. In solchen Fällen ist dann die Wärme nach der Grösse des Blutzuflusses veränderlich, und sie liegt zugleich in dem Masse als die Wärmeableitung bedeutend ist unter der Blutwärme.

Die Schwankungen, welche die Eigenwärme der Körpertheile mit der Veränderung des Blutzuflusses und der Wärmeausstrahlung erfahren, lassen sich leicht an der Haut und an den leicht zugänglichen Höhlen des Körpers (Mundhöhle, Mastdarm) verfolgen. Im Allgemeinen steigt die Temperatur dieser Theile mit dem vermehrten Blutzuflusse. Doch hat von Bärensprung darauf aufmerksam gemacht, dass mit einer solchen Steigerung der objectiven Temperatur nicht nothwendig ein erhöhtes Wärmegefühl verbunden sein müsse. Sobald nämlich die Wärmeausstrahlung eine sehr bedeutende ist, so empfinden die sensibeln Nerven unserer Haut dies als Kälte. Eine solche erhöhte Wärmeausstrahlung bei ebenfalls gesteigerter Temperatur findet, wie es scheint, gewöhnlich im Froststadium des Fiebers statt. Geringe Schwankungen in den Bedingungen der Wärmeableitung werden oft theils durch stärkere Verdunstung durch Lungen und Haut theils durch vergrösserte Wärmebildung und erhöhten Blutzufluss zu den äusseren Theilen ausgeglichen. So sinkt nach Liebermeister die Eigenwärme selbst äusserer Theile beim Uebergehen aus dem Warmen in das Kalte nicht immer, dies tritt nur ein, wenn der Temperaturunterschied der Umgebung sehr bedeutend ist. Ebenso steigt beim Uebergehen in eine sehr warme Umgebung die Eigenwärme entweder gar nicht an oder nur sehr unbeträchtlich, indem die Schweissbildung, die Wasserverdunstung in der Lunge compensirend wirken. Die inneren Theile sind durch diese an der Körperoberfläche gelegenen Compensationsvorrichtungen bis zu einer gewissen Grenze gegen höhere Temperaturen vollkommen geschützt. Gegen niedrige Temperaturen geht dagegen der Schutz umgekehrt von diesen inneren Theilen selbst aus, indem sich die Function derselben in dem Masse steigert, als es die sinkende Aussenwärme erfordert. Gesteigerte Nahrungszufuhr und Muskelbewegungen sind hier die wesentlichen Schutzmittel. Die Grenzen, bis zu welchen die inneren Theile des menschlichen Körpers möglicher Weise abgekühlt oder erwärmt werden können, ohne in ihrer Function gänzlich zu stocken, liegen, wie es scheint, ungefähr bei 26° und 45° C. Beide Extreme

werden in Krankheiten bisweilen nahezu erreicht. Im normalen Zustand sind dagegen die Schwankungen der Eigenwärme, wie schon aus der obigen Tabelle über die Wärme des Blutes hervorgeht, ausserordentlich gering. Die Vorrichtungen der Wärmecompensation sind hier so wirksam, dass man selbst in den arktischen Zonen keinen Unterschied in der Eigenwärme der innern Theile beobachtet hat, und dass die Angaben über die mittleren Unterschiede mehr äusserlich gelegener Theile, wie Mastdarm und Mundhöhle, in den verschiedenen Breitegraden innerhalb der Grenzen der Beobachtungsfehler liegen.

Dass in vielen Organen erst bei erhöhter Function eine merkliche Wärmebildung eintritt, geht aus den Beobachtungen Ludwig's hervor, der eine constante Differenz zwischen Venen- und Arterienblut erst bei Innervation der Speicheldrüse auffand. Diese Wärmebildung der Organe in Folge gesteigerter Function lässt sich nicht bloss an der erhöhten Wärme des Venenblutes sondern häufig auch an der erhöhten Wärme des Parenchyms und sogar an einer erhöhten Wärmemittheilung an die umgebenden Gewebe erkennen. Eine derartige Steigerung der Wärme ist besonders bei den Muskelbewegungen nachgewiesen. Vergl. hierüber die Physiologie der Muskeln.

Da die in den Organen erzeugte Wärme dem Blute sich mittheilt, und da überdies im Blute selbst wahrscheinlich ausserdem noch Wärme gebildet wird, das Blut aber in allen Organen sich verbreitet, so hängt die Temperatur eines jeden einzelnen Theils unseres Körpers nicht bloss von den in ihm gelegenen Bedingungen der Wärmeerzeugung und Wärmeausstrahlung sondern auch von der gleichzeitig in allen übrigen Organen gebildeten Wärme ab. Man kann deshalb gerade solche Körpertheile, deren eigene Wärmeerzeugung wenig in Betracht kommt, benützen, um über die Eigenwärme des Körpers im Ganzen und ihre Veränderungen Aufschluss zu erhalten, vorausgesetzt dass man sich dabei von der Unveränderlichkeit in den Bedingungen der Wärmeableitung überzeugt hat. Die gewöhnlich zu diesem Zweck benützten Theile sind die Achselhöhle, die Mundhöhle und der Mastdarm. Die an diesen Theilen über die Abhängigkeit der Eigenwärme des Gesammtkörpers von bestimmten äusseren Bedingungen ermittelten Thatsachen sind folgende.

Die Eigenwärme des Körpers steigt mit der Nahrungsaufnahme. Sie zeigt daher gewöhnlich regelmässige Schwankungen, die sich grossentheils von den Zeiten der Nahrungsaufnahme abhängig erweisen. Die Eigenwärme steigt unmittelbar nach dem Frühstück und erreicht 4—6 Stunden nach demselben ihr erstes Maximum, sinkt dann bis zum Mittagessen, fängt nach demselben wieder zu steigen an und erreicht nach ungefähr 2 Stunden ihr zweites Maximum. Sodann sinkt sie fortan bis zum Abend, ohne dass das Abendessen eine dritte merkliche Steigerung hervorruft.

Bei Ausschluss aller Nahrung zeigt die Eigenwärme ähnliche Schwankungen. Sie hat ebenfalls zwei Maxima, eines am Morgen, eines am Nachmittag, aber es treffen diese Maxima nicht unbedingt auf die näm-

lichen Zeiten wie diejenigen, die man bei Nahrungsaufnahme beobachtet. Hieraus sowie aus der Einflusslosigkeit der Abendmahlzeit ist zu schliessen, dass die Schwankungen der Eigenwärme in der Nahrungsaufnahme nicht ihre einzige Quelle haben, sondern dass sie durch dieselbe hauptsächlich nur in Bezug auf die Zeit ihres Eintritts bestimmt werden.

Bei dauernder Entziehung der Nahrung zeigt die Eigenwärme nur im Anfang und, wenn die Entziehung bis zum Hungertod fortwährt, kurz vor Eintritt des letztern ein merkliches Sinken. Im Ganzen beträgt aber hierbei die Abnahme der Eigenwärme nicht mehr als 5—6° C.

Die periodischen Tagesschwankungen der Eigenwärme mit und ohne Nahrungsaufnahme sind namentlich von Lichtenfels und Fröhlich sowie von Bärensprung studirt worden. Die gewöhnlichen Schwankungen betragen nach diesen Beobachtern nicht mehr als $1/2$—1 °C., und zwar ist die Grösse dieser Schwankungen ziemlich unabhängig davon, ob Nahrung genommen oder gehungert wird. Nur die mittlere Eigenwärme der Hungertage fanden Lichtenfels und Fröhlich um 0,57° unter derjenigen der andern Tage stehend. Ueber die Ursachen der periodischen Tagesschwankungen können wir nur Vermuthungen äussern. Am wahrscheinlichsten dünkt uns die Annahme, dass zwei Einflüsse sich durchkreuzen, der Einfluss einer fortan vom Morgen bis zum Abend stattfindenden Temperaturabnahme und der Einfluss der durch jede dargereichte Nahrung stattfindenden Temperaturzunahme. Am Abend ist der erstere Einfluss so gewachsen, dass er den zweiten ganz zum Verschwinden bringt. An Hungertagen bleibt trotzdem die durch die regelmässige Ernährung einmal eingeleitete Periodicität erhalten. Durch Untersuchungen der Tagesschwankungen im Hungerzustand bei einer sehr verschiedenen Regelmässigkeit der Ernährung liesse sich diese Hypothese bestätigen oder widerlegen. Nach Lichtenfels und Fröhlich halten die Temperaturschwankungen ziemlich gleichen Schritt mit den Schwankungen der Pulsfrequenz. (Vergl. §. 128)*).

Ueber die Temperatur während des Verhungerns haben Chossat und C. Schmidt übereinstimmende Beobachtungen angestellt. Die von C. Schmidt untersuchte Katze lebte 19 Tage und erhielt während der ersten 16 Tage ihre Eigenwärme sehr constant, erst innerhalb der 3 letzten Tage sank dieselbe um etwa 5 °C. **).

§. 174. Wärmeeinnahmen und Wärmeausgaben.

Wie der Organismus durch das Gleichgewicht der Einnahmen und Ausgaben des Stoffs seine stoffliche Zusammensetzung bewahrt, so erhält er sich auch seine constante Temperatur durch ein Gleichgewicht zwischen der Wärmeeinnahme und Wärmeausgabe. Nichts desto weniger bestehen zwischen dieser Statik des Wärmewechsels und der Statik des Stoffwechsels bemerkenswerthe Unterschiede. Zunächst nimmt der Or-

---

*) Lichtenfels und Fröhlich, Denkschriften der Wiener Akademie Bd. 3. von Bärensprung, Müllers Archiv 1851.

**) Chossat, recherches expér. sur l'inanition, Paris 1843. Bidder und Schmidt, Verdauungssäfte u. Stoffwechsel.

ganismus seine Wärme nicht wie seine Nahrung von aussen auf, sondern erzeugt sie in sich selber. Man kann daher, wenn man in Bezug auf die Wärme von einem Gleichgewicht der Einnahmen und Ausgaben redet, hierunter auch nur das Gleichgewicht zwischen der durch die Verbrennung der Nahrungsstoffe erzeugbaren und der durch Abgabe nach aussen verlorenen Wärme verstehen. Dann ist aber eine Constanz der Eigenwärme möglich, ohne dass so viel Wärme verausgabt wird als nach Massgabe der im Körper verbrannten Stoffe zur Verfügung steht, weil nach dem Gesetz der Aequivalenz der lebendigen Kräfte jede in anderer Form zu Tage tretende Kraftleistung, namentlich jede mechanische Bewegung des Thierkörpers, einen Abzug von der erzeugten Wärme bedingen muss. Ein Gleichgewicht zwischen Wärmeeinnahme und Wärmeausgabe ist somit nur dann zu erhalten, wenn entweder die in anderer Form existirende Krafterzeugung, wie dies häufig vorkommt, verschwindend ist, oder wenn man sich dieselbe in die ihr äquivalente Wärmemenge zurückübersetzt denkt. Letzteres geschieht in der That immer, wo es um die genaue Untersuchung des Verhältnisses zwischen Wärmeeinnahme und Wärmeausgabe sich handelt.

Nachdem der Zusammenhang zwischen der langsamen Verbrennung der kohlen- und wasserstoffhaltigen Bestandtheile des Thierleibes und der Wärmebildung im Allgemeinen schon in §. 62 nachgewiesen worden ist, bleibt uns hier speciell die Beziehung der Wärmebildung zu der beim Ernährungsprocess geschehenden Stoffaufnahme und Stoffabgabe zu erörtern. Da mit Quantität und Qualität der aufgenommenen Stoffe auch die Masse des verbrennbaren Materials veränderlich ist, und da durch die Abgabe von Wärme an die verschiedenen Excrete fortwährende Wärmeverluste entstehen, so müssen die im vorigen Capitel betrachteten Verhältnisse des Stoffwechsels auf die Wärmeökonomie des Körpers vom wesentlichsten Einflusse sein.

Die Steigerung der Wärmebildung bei der Zufuhr im Körper verbrennlicher Stoffe geht mit Wahrscheinlichkeit schon aus der im Gefolge der Nahrungsaufnahme zu beobachtenden Steigerung der Eigenwärme hervor. Wenn diese nur unbeträchtlich ist und bald wieder schwindet, so erklärt sich dies leicht daraus, dass die Nahrungsaufnahme anderseits auch die Absonderungen und dadurch die Wärmeverluste steigert. Wie jedoch die Wärmebildung sich verhält je nach der Beschaffenheit und Menge des in der Nahrung aufgenommenen verbrennlichen Stoffs, darüber besitzen wir noch keine Aufschlüsse. Wir wissen nur nach §. 62, dass ein erwachsener Mensch, wie sich sowohl aus den Respirationsproducten wie aus der Zusammensetzung der Nahrung berechnen lässt, bei gemischter Nahrung und wenn Gleichgewicht der Einnahmen und Ausgaben hergestellt ist, täglich im Mittel ungefähr 2700000 Wärmeeinheiten oder Wärmegramme erzeugen kann, d. h. dass er in dieser Zeit eine Menge Kohlenstoff und Wasserstoff verbrennt,

mit welcher 2700000 Gramme Wasser um 1 °C. erwärmt werden könnten *).

Es liesse sich zwar leicht für jede beliebige Ernährungsweise die derselben entsprechende Wärmebildung bestimmen, man hätte nur jedesmal die Verbrennungswärme des in der Nahrung in organischen Verbindungen enthaltenen Kohlenstoffs und Wasserstoffs festzustellen, aber dieses Unternehmen hätte bis jetzt wenig Zweck, da nach §. 62 die Verbrennungswärme des in Verbindungen enthaltenen Kohlenstoffs und Wasserstoffs eine andere ist als diejenige des unverbundenen, und da wir die Verbrennungswärme der die Nahrung und den Thierleib zusammensetzenden complicirten Substanzen nur sehr ungenügend kennen. Aus diesem Grunde ist, wie früher bemerkt, auch die obige Zahl bloss als eine höchst approximative zu betrachten. Ueber einige durch äussere Verhältnisse bedingte Schwankungen dieser Zahl gibt eine von Barral aus der Vergleichung der ein- und ausgeführten Stoffe berechnete Tabelle Aufschluss. Nach derselben erzeugt ein Mann im Winter innerhalb 24 Stunden 77,4 Wärmeeinheiten, im Sommer nur 65,9 Wärmeeinheiten auf 1 Grm. Körpergewicht. Bei einem Kinde von 6 Jahren fand er eine beträchtlich grössere Wärmebildung, 97,4 Einheiten, bei Frauen und ältern Männern eine etwas geringere, 52,9 und 47,9 Einheiten auf 1 Grm.

Die wichtigsten Wärmeausgaben des Körpers können wir, wenn wir nach den festgestellten Principien auch die übrigen Kraftausgaben in ihnen äquivalente Wärmemengen übertragen, auf folgende zurückführen: 1) Wasserverdunstung durch Haut und Lungen, 2) Erwärmung der Athmungsluft, 3) Erwärmung der festen und flüssigen Excrete, 4) Erwärmung der aufgenommenen Nahrung, 5) Ausstrahlung von der Haut aus, 6) mechanische Arbeit.

Bis jetzt ist erst sehr unvollständig ermittelt, wie die Wärmeverluste sich auf diese einzelnen Posten vertheilen. Jedenfalls beträgt der Wärmeverlust durch Ausstrahlung der Haut bei weitem den grössten Theil der Gesammtwärme. Helmholtz schätzt den Verbrauch durch Erwärmung der Nahrung, der Athmungsluft und durch Lungenverdunstung auf 22,5 pCt. der erzeugten Wärme, wornach dem ruhenden Körper noch 77,5 proc. für die Ausstrahlung und Verdunstung der Haut übrig bleiben; nahezu dieselbe Zahl hat Barral erhalten. Vermehrte Muskelarbeit bedingt zwar einen Wärmeverlust, der aber durch vergrösserten Verbrauch und erhöhte Verbrennung mehr als compensirt wird, so dass der arbeitende

---

*) Unter einer Wärmeeinheit versteht man bald ein Wärmegramm bald ein Wärmepfund (d. h. bald die zur Erwärmung von 1 Grm. Wasser bald die zur Erwärmung von 1 Pfd. Wasser nöthige Wärmemenge) oder auch andere Gewichtseinheiten. Dies ist zur Vermeidung von Missverständnissen oben in §. 60 und 62 zu beachten, da in §. 60 zur Erläuterung des Begriffs der Wärmeeinheit das Wärmepfund gewählt wurde, während in §. 62 die tägliche Wärmeerzeugung des Menschen in Wärmegrammen ausgedrückt ist.

Körper neben der mechanischen Leistung auch noch mehr Wärme erzeugt als der ruhende.

Nach der von Helmholtz ausgeführten Schätzung vertheilen sich die Wärmeverluste in Procenten der erzeugten Wärme folgendermassen:

Hautausstrahlung und Verdunstung	Erwärmung der Ingesta	Erwärmung der Athmungsluft	Lungenverdunstung
77,5	2,6	5,2	14,7

Barral berechnet folgende Zahlen:

	Verdunstung durch Haut u. Lungen	Erwärmung der Athmungsluft	Erwärmung der andern Excrete	Strahlung u. mech. Arbeit
1 (Mann von 29 Jahren)	21,46	8,39	1,43	67,07
2 (Kind von 6 Jahren)	29,14	6,19	1,80	60,77

Den auf die mechanische Arbeit allein kommenden Antheil des Verbrauchs schätzt Ludwig auf 7 Procent der aus der ganzen Nahrung erzeugbaren Wärmemenge.

Ueber den Einfluss der Muskelarbeit auf die Gesammtmenge der wirklich erzeugten Wärme liegen bis jetzt nur Untersuchungen von Hirn vor. Dieser liess verschiedene Menschen in einem Calorimeter bald ruhig verweilen bald verschieden grosse Arbeit verrichten und bestimmte neben der erzeugten Wärmemenge zugleich die Menge des verbrauchten Sauerstoffs. Dabei stieg, wie zu erwarten war, mit der geleisteten Arbeit die durch Ausstrahlung gelieferte und mittelst des Calorimeters bestimmte Wärmemenge; es wuchs aber zugleich in viel höherem Grade die Menge des absorbirten Sauerstoffgases, so dass die relative, d. h. im Vergleich zur Intensität des Verbrennungsprocesses gelieferte Wärmemenge abnahm. Wird die Grösse dieser Abnahme in die ihr äquivalente mechanische Arbeit übersetzt, so muss sich hierbei die nämliche Zahl ergeben, die als geleistete Arbeit direct beobachtet wurde. Diese Uebereinstimmung ist jedoch in Hirn's Versuchen eine sehr unvollkommene, die beobachteten Wärmeverluste sind nämlich noch grösser als die aus dem thermischen Aequivalent der Arbeit berechneten. Dies kann vielleicht von der während der Arbeit gesteigerten Verdunstung herrühren. Ausserdem liefern theils die von Hirn gewählten Methoden nicht diejenige Sicherheit, die für derartige Versuche unerlässlich ist, theils ist die ganze Voraussetzung, auf welcher die Versuche beruhen, dass nämlich der Sauerstoff immer während der Arbeit wie während der Ruhe zur Verbrennung relativ gleicher Körperbestandtheile verwendet werde, gewiss unrichtig. Nun ist aber die durch Zufuhr einer gegebenen Menge Sauerstoff zu erzeugende Wärmemenge beträchtlich verschieden, je nachdem Fleisch, Fett, Zucker oder Leim in dem Sauerstoff verbrennen. Immerhin sind die Resultate von Hirn augenfällig genug, um daran keinen Zweifel zu lassen, dass, wie zu erwarten stand, die im Verhältniss zum Stoffverbrauch erzeugte Wärmemenge während der Arbeit abnimmt *).

*) Helmholtz, Barral, a. a. O. Hirn, recherches sur l'équivalent mécanique de la chaleur, Paris 1858.

Zweiter Abschnitt.

Physiologie der Beziehungsverrichtungen.

---

§. 175. Uebersicht des Gegenstandes.

Die Beziehungsverrichtungen bestehen aus einer grossen Zahl zum Theil sehr verwickelter und auf's innigste mit einander zusammenhängender Processe. Die Functionen der Nerven, der Muskeln, der peripherischen Sinnesorgane und der Centralorgane des Nervensystems greifen bei den meisten dieser Verrichtungen in einander ein. So ist bei einer Empfindung nie bloss eine Veränderung im Sinnesorgan, sondern immer zugleich ein Vorgang in den Sinnesnerven und im Gehirn vorhanden; bei den Muskelbewegungen sind es nie bloss die Erscheinungen in den Muskeln, welche in Betracht kommen, sondern immer zugleich die Erscheinungen in den Bewegungsnerven und in den Centralorganen; ja diese complicirten Functionen der Sinnesempfindung und der Muskelbewegung stehen selbst wieder in vielfachem Zusammenhang, indem theils die Muskelbewegungen auf die Sinnesempfindungen von Einfluss sind theils Sinnesempfindungen durch Uebertragung der Vorgänge in den Sinnesnerven auf die Bewegungsnerven Muskelbewegungen veranlassen, ebenso sind die selbstständigen Leistungen der Centralorgane in hohem Grade durch die Leistungen jener peripherischen Anfangsorgane bestimmt und wirken selbst wieder auf dieselben bestimmend. Unter diesen Umständen erscheint es als gefordert, zunächst die Functionen der Gewebselemente, welche als die wesentlichen Träger aller Beziehungsverrichtungen anzusehen sind, der Nervenelemente und der Muskelfasern, gesondert darzustellen und hieran erst die Betrachtung der zusammengesetzten Verrichtungen anzuschliessen, welche aus dem Zusammenwirken jener elementaren Functionen unter einander und aus ihrem Zusammentreffen mit anderweitigen Bedingungen hervorgehen.

Die Physiologie der Beziehungsverrichtungen hat daher zu behandeln:

1) die Functionen der Nervenelemente und Muskelfasern,
2) die Sinnesempfindungen,
3) die Muskelbewegungen,
4) die Functionen der Centralorgane.

I. Die Functionen der Nervenelemente und Muskelfasern.

§. 176. Uebersicht und Eintheilung.

Die Ausübung und die Unterbrechung der Functionen sind im Bereich der animalen Verrichtungen von einander weit deutlicher für unsere Beobachtung geschieden als in irgend einem andern Gebiete. Wir unterscheiden daher Thätigkeit und Ruhe als die zwei entgegengesetzten Zustände, auf deren mehr oder minder regelmässigem Wechsel die Leistungen der Nerven und Muskeln sowie der mit ihnen verbundenen centralen und peripherischen Organe beruhen. Im Folgenden betrachten wir zuerst die Eigenschaften der Nervenelemente und Muskelfasern während des Ruhezustandes als die Vorbedingungen ihrer Leistungen; hier untersuchen wir 1) die Form- und Mischungsbestandtheile und 2) die physikalischen Eigenschaften des Nerven- und Muskelgewebes. Sodann betrachten wir die physikalischen und chemischen Vorgänge in den Nerven und Muskeln bei ihrer Thätigkeit; hier fassen wir 1) die äusseren Erscheinungen der Nerven- und Muskelthätigkeit in's Auge und wenden uns dann 2) zur Zergliederung der inneren physikalischen und chemischen Vorgänge, welche jene Erscheinungen bedingen.

1. Die Eigenschaften der Nervenelemente und Muskelfasern im Ruhezustand.

A. Form- und Mischungsbestandtheile des Nerven- und Muskelgewebes.

§. 177. Formelemente des Nervengewebes.

Die in §. 21 aufgeführten Elemente des Nervengewebes, die Nervenzellen und Nervenfasern, gehen in sehr verschiedenen Mengen- und Formverhältnissen in die Zusammensetzung des Nervengewebes ein. Das letztere zeigt daher, obgleich es nur aus jenen zwei wesentlichen Bestandtheilen und aus einer dieselben tragenden Bindesubstanz besteht, doch in den verschiedenen Theilen des Nervensystems eine ziemlich wechselnde morphologische Beschaffenheit.

Die Nervenzellen, die wesentlichen Elemente der Centralorgane und der Ganglien, zeigen, wie hievon die Fig. 58 Beispiele gibt, sehr verschiedene Formen und Grössen. Die grössten mit den mächtigsten Ausläufern (a) findet man vorwiegend an denjenigen Stellen, an welchen motorische Fasern entspringen, so in den Vorderhörnern der

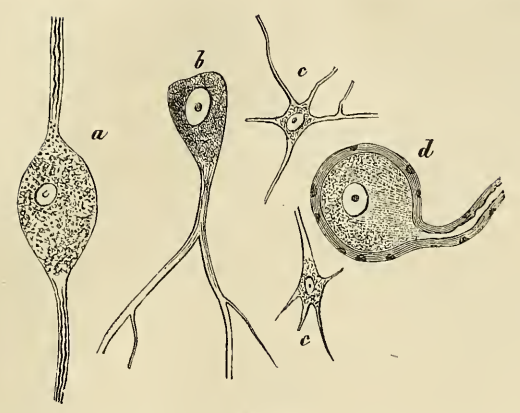


Fig. 58.

grauen Substanz des Rückenmarks, am Boden der Rautengrube; etwas kleiner sind die Zellen meistens in den Ganglien sowohl des Sympathicus als der sensibeln Nerven des Hirns und Rückenmarks, und die kleinste Zellenformation (c, c) findet man endlich in der grauen Substanz der Hirnrinde, in jenem Theil des Nervensystems also, an welchen, wie es scheint, hauptsächlich die selbständigen Functionen der Centralorgane gebunden sind. Die Zellen liegen ausschliesslich in der grauen Masse der Centralorgane, und die Färbung der letztern ist theils durch den vielfach dunkelkörnigen Inhalt der Zellen theils durch die ebenfalls körnige, in ihrer Zusammensetzung wahrscheinlich bald mehr dem Inhalt der Zellen bald mehr dem Bindegewebe verwandte Grundsubstanz bedingt, in welcher die Zellen liegen. Die einzelnen Zellen sind von dieser Grundsubstanz meistens durch eine mehr oder weniger dicke Membran abgegrenzt, welche auch die Ausläufer der Zelle, die theils die einzelnen mit einander verbinden, theils in Nervenfasern sich fortsetzen, überkleidet. Sind diese Membranen sehr dick, so sind sie mit Kernen besetzt, welche dann auch noch an den Fortsätzen zu beobachten sind (Fig. 58d). Häufig aber, namentlich in dem Gehirn, fehlt den Zellen jede umschliessende Membran, und auch ihren Ausläufern geht eine Hülle ab; insofern die letzteren zu Nervenfasern werden, legt sich dann erst später um dieselben eine Primitivscheide (Fig. 58a).

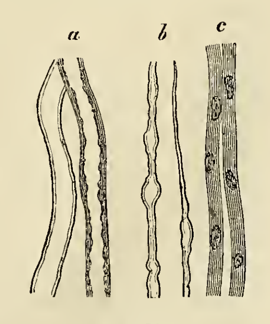


Fig. 59.

Nicht minder grosse Verschiedenheiten wie zwischen den Nervenzellen findet man zwischen den Nervenfasern. Im Centralorgan sind dieselben äusserst zart, häufig ohne nachweisbare Primitivscheide und fast immer ohne nachweisbaren Unterschied zwischen Mark und Axencylinder (Fig. 59b); man betrachtet daher diese feinsten Fasern des Centralorgans, die wegen ih-

rer Zartheit und der Weichheit des umgebenden Parenchyms leicht varicös werden, gewöhnlich theils als hüllenlose Axencylinder theils als Axencylinder, die bloss von einer Primitivscheide umhüllt sind. Die weiterhin in dem Centralorgan und dann in den Nervenstämmen verlaufenden Fasern zeigen fast ausnahmslos eine sehr übereinstimmende Beschaffenheit (Fig. 59a): im frischen, unveränderten Zustand ist der Inhalt derselben eine vollkommen homogene, das Licht ziemlich stark brechende Masse, die in der glashellen Primitivscheide eingeschlossen liegt. Sehr bald aber trennt sich dieser Inhalt, indem die so genannte Gerinnung des Markes eintritt, in das dunklere unmittelbar unter der Primitivscheide in mehr oder weniger wulstigen Massen liegende Mark oder die Markscheide und in den helleren im Centrum der Faser verlaufenden Axencylinder. Man kann die Erscheinung der Markgerinnung entweder davon ableiten, dass die zwei ursprünglich schon gesonderten Massen des Markes und des Axencylinders erst nach dem Tode eine verschiedene Lichtbrechung annehmen, oder davon, dass diese Massen ursprünglich gar nicht gesondert sind, dass also die Markgerinnung in der That ein Gerinnungsphänomen ist, ähnlich etwa der Gerinnung des Blutes, wobei eine im Inhalt der Nervenröhre gleichmässig gelöste Substanz sich ausscheidet.

Ausser den gewöhnlichen markhaltigen Nervenfasern von verschiedener Dicke findet sich im Gebiet des sympathischen Nervensystems noch eine eigenthümliche Gattung von Fasern, die sehr dünn sind, einen gleichmässigen, graulich gefärbten Inhalt und eine verhältnissmässig dicke mit Kernen besetzte Scheide besitzen (Fig. 59c). Man bezeichnet diese Fasern als gangliöse, organische Nervenfasern, nach ihrem Entdecker auch als Remak'sche Fasern. Der Beweis für die wirklich nervöse Natur dieser Fasern ist noch nicht in allen Fällen erbracht, in vielen aber ist dieselbe unzweifelhaft, da im System des Sympathicus diese Fasern oft fast allein ganze Nerven zusammensetzen. Die Vermuthung ist daher gerechtfertigt, dass die gangliösen Fasern die in den Ganglien des Sympathicus entspringende Fasergattung seien, während die im Sympathicus vorkommenden markhaltigen Fasern aus dem Rückenmark oder Gehirn stammten.

Auf ihrem Verlauf in den Stämmen und grösseren Zweigen sind die Nervenfasern von dem Neurilemma, einer festen bindegewebigen Hülle, welche den ganzen Nerven einhüllt und zwischen die einzelnen Faserbündel desselben sich fortsetzt, umgeben. In diesen durch das Neurilemma zusammengehaltenen Bündeln verlaufen die einzelnen Nervenfasern ungetheilt. Nahe dem peripherischen Ende des Nerven dagegen, wo die Fasern der Bündel sich aufgelöst haben, meistens aber einzeln noch von Neurilemma überkleidet sind, finden sich zahlreiche Verzweigungen der primitiven Nervenfasern. Solche Verzweigungen, die oft an einer und derselben Faser mehrfach nach einander sich wiederholen, exi-

stiren namentlich in der Haut und in den Muskeln. Dabei sind die einzelnen Zweige meist ebenso dick wie das Stämmchen, aus welchem sie hervorgehen, so dass der Gesammtquerschnitt der Nervenmasse hierdurch beträchtlich zunimmt. Die so entstandenen Zweige zerfallen dann aber oft zuletzt unmittelbar beim Uebertritt in das peripherische Organ, dem sie zugehören, noch einmal in eine grosse Zahl äusserst feiner markloser Zweige, an deren Scheiden man nicht selten Kerne wahrnimmt.

Die feinkörnige Grundsubstanz, in welcher die Nervenzellen eingebettet liegen, ist von Bidder und Kuppfer für ein weiches Bindegewebe erklärt worden. Nach diesen Beobachtern geht die Bindesubstanz in das ganze centrale Nervensystem als stützendes Gewebe wesentlich ein, und sind namentlich die kleinsten so genannten Nervenzellen bloss als Bindegewebszellen zu betrachten. Dagegen hat R. Wagner wieder die frühere Ansicht vertheidigt, wornach jene feinkörnige Grundsubstanz wesentlich nervöser Natur ist. Ohne die wenig begründeten Vermuthungen zu theilen, die Wagner über die Function dieser Substanz aufstellt, kann man doch nicht leugnen, dass die mikroskopische Beschaffenheit derselben weniger der gewöhnlichen Form des amorphen Bindegewebes als dem Nervenzelleninhalte gleichkommt. Zur Würdigung dieser ganzen Streitfrage mag man bedenken, dass die graue Substanz der Centralorgane morphologisch und genetisch überhaupt mit der Bindesubstanz übereinstimmt. Die Nervenzellen mit ihren Ausläufern entsprechen vollkommen den Bindegewebszellen, und hier wie dort findet sich eine Intercellularsubstanz. Dass aber die letztere nach der Beschaffenheit der Zellen sich richten, also da wo diese zu Nervenzellen auswachsen eine andere sein werde als wo sie gewöhnliche Saftzellen des Bindegewebes sind, ist zu erwarten. Wenn jedoch, wie es allerdings den Anschein hat, viele der Zellen im Centralorgan auf der Stufe solcher Saftzellen bleiben, dann wird auch vermuthlich in der Umgebung dieser die Intercellularsubstanz dem eigentlichen Bindegewebe verwandter sein. Unserer Ansicht nach hat man das Bindegewebe hier viel zu sehr als eine Masse von unveränderlicher Zusammensetzung und von specifischer morphologischer Beschaffenheit angesehen. So gut man zugibt, dass die Bindesubstanz sich unter andern Bedingungen in Knorpel umwandelt, so gut, sollten wir denken, dürfte auch die graue Nervensubstanz als eine besondere Metamorphose der Bindesubstanz gelten können.

Die Frage über die Präexistenz oder Nichtpräexistenz des Axencylinders und der Markscheide in der lebenden Nervenfaser muss gegenwärtig noch als eine unentschiedene betrachtet werden. So lange man nicht beide als geschieden in der unveränderten Nervenfaser nachgewiesen hat, so lange wird auch gestattet sein zu zweifeln, ob jene Scheidung nicht ein Leichenphänomen sei. Die Vertheidiger des Axencylinders können bis jetzt nur einen anscheinend triftigen Grund für ihre Ansicht anführen, nämlich die Thatsache, dass die letzten Enden fast aller Nervenfasern im Centralorgan wie in der Peripherie marklos sind. Hier scheint es ganz plausibel anzunehmen, dass die Markscheide gleichsam als eine schützende Hülle im Verlauf des Nerven den für die Function wesentlichen Theil, den Axencylinder, umgebe, während die entgegengesetzte Ansicht eine verschiedene chemische Mischung des ganzen Faserinhalts an den verschiedenen Stellen des Verlaufs voraussetzen muss. Anderseits sind jedoch die optischen Veränderungen der Faser nach dem Tode leichter verständlich, wenn man dieselben auf einen Gerinnungsprocess zurückführt, durch welchen zwei während des Lebens

innig gemengte Substanzen sich scheiden, als wenn man dieselben bloss aus einer inneren Veränderung des Markes herleiten will. Somit scheint das Uebergewicht der Gründe gegen die Präexistenz des Axencylinders zu sprechen *).

Ueber die Endigung der Nervenfasern in der Peripherie werden wir theils später bei Erörterung der Structur der Sinnesorgane theils im folgenden §. bei Erörterung der Muskelstructur handeln.

§. 178. Formelemente des Muskelgewebes.

Das Muskelgewebe kommt, wie in §. 21 angeführt wurde, in zwei sehr verschiedenen Formen vor, als Gewebe der glatten und als Gewebe der quergestreiften Muskeln. (Fig. 60 A eine glatte Muskelfaserzelle, B Bruchstück einer quergestreiften Muskelfaser.) Zwischen den Fasern des glatten und des quergestreiften Muskelgewebes besteht im Wesentlichen eine grosse Uebereinstimmung. Beide sind spindelförmige Zellen, die nur im quergestreiften Gewebe eine grössere Breite und Länge erreichen, indem hier häufig eine Zelle die Länge eines ganzen Muskels besitzt. Dagegen pflegen namentlich in den längeren Muskeln die einzelnen Fasern, ähnlich wie die muskulösen Faserzellen, in der Continuität des Muskels aufzuhören, indem die spindelförmigen Enden derselben unmittelbar an einander stossen. Die quergestreiften wie die glatten Fasern besitzen fast niemals Verzweigungen. Nur in einzelnen Organen (im Herzen, in der Lunge) sind verzweigte quergestreifte Fasern anzutreffen.

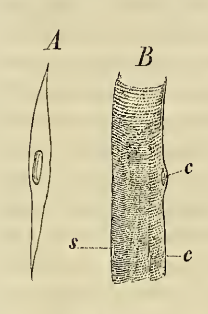


Fig. 60.

Die Hauptunterschiede der quergestreiften von der glatten Faser bestehen in der Ausscheidung einer verdickten Membran, in der Vermehrung des Kerns und in der eigenthümlichen Sonderung des Inhalts.

Während an den glatten Muskelzellen eine besondere Umhüllung nicht nachweisbar ist, besitzt die quergestreifte Faser eine sehr starke elastische Membran, das Sarkolemma (s); an der Innenfläche derselben befindet sich eine grosse Menge meist wechselständiger Kerne (c). Die Elementarstructur des Inhalts der quergestreiften Faser ist schwierig zu erforschen. Die optische Untersuchung lehrt uns, dass der Faserinhalt aus zwei sich optisch wesentlich verschieden verhaltenden Theilchen besteht, die der Länge nach an einander gereiht sind, aus den das Licht stärker brechenden und daher bei durchfallendem Licht dunkel erscheinenden primitiven Fleischtheilchen und aus einer das Licht weit schwä-

*) Remak, Monatsber. der Berliner Akademie, 1853. R. Wagner, neurologische Untersuchungen, Göttingen 1854. Stilling, über den feineren Bau der Nervenprimitivfaser und Nervenzelle, Frankfurt 1856 Vgl. ausserdem die Handbücher der Gewebelehre.

cher brechenden Zwischen- oder Grundsubstanz. Die primitiven Fleischtheilchen sind zugleich durch ihre Eigenschaft der Doppelbrechung hauptsächlich zu unterscheiden: jedes Fleischtheilchen verhält sich wie ein positiv einaxiger Körper, dessen optische Axe der Längsaxe des Muskels parallel ist. Man darf annehmen, dass diese doppelbrechenden Körperchen oder Disdiaklasten von der einfach brechenden Grundsubstanz allseitig umgeben sind, so jedoch, dass diese Grundsubstanz hauptsächlich die Theilchen in der Richtung der Muskelaxe an einander kittet, während auf dem Querschnitt nur sehr kleine Lücken zwischen den Fleischtheilchen bleiben, die von der Grundsubstanz ausgefüllt werden. Die Beobachtung zeigt, dass die stark- und doppeltbrechenden Fleischtheilchen im Vergleich zu der schwächer- und einfachbrechenden Grundsubstanz, in der sie eingebettet liegen, eine sehr verschiedene Grösse besitzen. Dies kann entweder dadurch erklärt werden, dass man den Fleischtheilchen selber die Fähigkeit zuschreibt ihre Grösse zu verändern, oder dadurch dass man die Grundsubstanz als eine bald mehr bald weniger aufgequollene Masse betrachtet. In der That macht der Umstand, dass jene Grössenunterschiede schon zwischen frischen und unveränderten Muskeln, ja zwischen Theilen eines und desselben Muskels sich vorfinden, die Annahme einer Grössenveränderung der Fleischtheilchen wahrscheinlich. Brücke denkt sich, um dieselbe zu erklären, jedes Fleischtheilchen aus einer Menge kleinerer Theilchen zusammengesetzt, die sich mehr oder weniger weit von einander entfernen oder selbst gleichmässig in der Grundsubstanz vertheilen können, wo dann die Querstreifung völlig verschwindet; aus einer solchen gleichmässigen Vertheilung in der Grundsubstanz erklärt er das optische Verhalten der glatten Muskelfasern, deren Inhalt das Licht schwächer, aber ebenfalls doppelt bricht. Brücke nimmt somit an, dass die primitiven Fleichtheilchen aus Gruppen kleinerer Disdiaklasten bestehen. Dem optischen Unterschied zwischen den Disdiaklasten und der Grundsubstanz entspricht höchst wahrscheinlich auch ein Unterschied im Aggregatzustand und in der chemischen Beschaffenheit. Die Grundsubstanz scheint ein zähflüssiges Bindemittel zu sein, welches leicht noch weiteres Wasser aufnimmt und darin aufquillt, die Disdiaklasten scheinen dagegen dem festen Zustand näher zu stehen und sind minder quellungsfähig.

Ueber die Bedeutung der Kerne der Muskelfasern oder, wie man sie auch nennt, der Muskelkörperchen ist viel gestritten worden. Da, wie Remak nachgewiesen, die Muskelröhren aus Zellen sich entwickeln, deren Kerne sich hierbei vermehren, so liegt es auch offenbar am nächsten die Muskelkörperchen als solche Kerne anzusehen. Anderseits hat jedoch M. Schultze darauf aufmerksam gemacht, dass um diese Kerne, in denen man öfter einen oder mehrere Kernkörperchen bemerkt, meist eine Zone verdichteter Grundsubstanz sich ansammelt, so dass das Muskelkörperchen das Ansehen einer Zelle mit Kern und Inhalt bekommt, der aber die Membran fehlt. Man kann diese Erscheinung so deuten,

dass man die Muskelkörperchen wirklich als Zellen auffasst, die sich als Tochterzellen innerhalb der Muskelröhre, welche die Mutterzelle darstellt, gebildet haben. Ausser diesen wesentlichen Bestandtheilen geht noch Bindegewebe in die Zusammensetzung der Muskeln ein. Alle Primitivbündel gehen an ihren Enden continuirlich in Bindegewebsbündel über, die, indem sie sich verjüngen und an einander legen, die Muskelfasern bilden. Sodann werden die Muskelröhren gruppenweise von einem stützenden Bindegewebe zusammengehalten, das ausserdem noch den ganzen Muskel überzieht. Dieses zusammenhaltende Bindegewebe, das Perimysium, hat für den Muskel die gleiche Bedeutung wie das Neurilemma für den Nerven, es ist nur von weit lockerer und weicherer Beschaffenheit als dieses; dem Sarkolemma dagegen correspondirt die Nervenprimitivscheide.

Ueber die Elementarstructur des Muskelröhreninhalts sind jetzt die Ansichten insoweit wenigstens ziemlich geeinigt, dass man die früheren Anschauungen von einer Zusammensetzung aus primitiven Fibrillen oder aus primitiven Scheiben fast verlassen findet. Einer richtigeren Anschauung hat zuerst Bowman Bahn gebrochen, indem er primitive Fleischtheilchen (sarcous elements) als die letzten Elemente des Muskels betrachtete, welche zu Scheiben an einander gekittet seien, die Querstreifen sah er als die Begrenzungen dieser Scheiben, die Längsstreifen als die Begrenzungen der einzelnen Elemente an. Diese Anschauung war aber noch insofern verfehlt, als sie bloss die Grundsubstanz berücksichtigte und die stark das Licht brechenden Disdiaklasten nur für Grenzlinien nahm. Das Irrige dieser Ansicht ergibt sich schon, wenn man frische, unveränderte Muskelröhren bei richtiger Focaleinstellung des Mikroskops untersucht. Man findet dann, dass die Muskelröhre erfüllt ist von dunkeln Körperchen, die der Quere und Länge nach sehr regelmässig aufgereiht und in beiden Richtungen durch ein helleres Bindemittel verklebt sind, von welchem Bindemittel gewöhnlich in der Längsrichtung der Faser mehr sich zwischen den dunkeln Körperchen befindet als in der Querrichtung, in welcher jene oft fast unmittelbar zusammenstossen. Die dunkeln Körperchen sind nun, wie Brücke nachgewiesen hat, die Disdiaklasten. Stellt man das Mikroskop nicht vollkommen richtig ein, so kann leicht der Anschein entstehen, als wenn die Disdiaklasten unmittelbar entweder in der Querrichtung oder in der Längsrichtung oder in beiden Richtungen zusammenhiengen. Ist das erstere der Fall, so erscheint die Grundsubstanz aus Scheiben zusammengesetzt, ist das zweite der Fall, so erscheint sie in Fibrillen zerspalten, im dritten Fall endlich bekommt man eine Combination beider Bilder. Immer werden dabei die Disdiaklastenreihen für blosse Begrenzungslinien angesehen. Die Zersetzung des Primitivbündels in Fibrillen oder in Scheiben kann, da sie immer ein Kunstproduct ist, für die ursprüngliche Elementarstructur des Muskels natürlich nichts beweisen. Häckel hat aus der Zerspaltbarkeit des Primitivbündel durch verschiedene Reagentien den Schluss gezogen, das Bindemittel, welches die Fleischelemente in der Längsrichtung an einander reihe, sei chemisch verschieden von demjenigen Bindemittel, welches sie in der Querrichtung verkitte. Da durch Behandeln mit Salzsäure vorzüglich Scheiben, durch Wasser und Alkohol aber Fibrillen entstehen, so schliesst Häckel, das Längsbindemittel sei eine in Salzsäure leicht lösliche, in Alkohol und Wasser unlösliche oder schwerlösliche Substanz, das Querbindemittel sei umgekehrt in verdünnter Säure unlöslich, in Wasser und Alkohol aber löslich. Diese Annahme zweier verschiedener Bindemittel erklärt allerdings das angeführte Verhalten gegen Reagentien, ob dieses aber nicht auf einfachere Weise, bloss aus der verschiedenen Vertheilung der Disdia-

klasten in einem gleichförmigen Bindemittel abgeleitet werden kann, lassen wir dahingestellt *).

Ueber den Zusammenhang der Muskelelemente mit den Nerven ist noch keine genügende Uebereinstimmung der Ansichten erzielt worden. Namentlich sind die Beobachter darüber uneinig, ob die Nerven innerhalb des Sarkolemmas endigen, also in directe Berührung mit dem Muskelinhalt treten, oder ob sie nur aussen sich an das Sarkolemma anlegen. Die erstere Ansicht ist jedenfalls die physiologisch weitaus wahrscheinlichere, wenn sie gleich bis jetzt kaum die Mehrzahl der Anatomen zu ihren Vertretern zählt. Rücksichtlich der Form der Nervenendigung in den Muskeln haben die Untersuchungen von Krause und von Engelmann die am meisten Zutrauen erweckenden Ergebnisse geliefert, da dieselben im Wesentlichen übereinstimmen und mit ihnen auch die Angaben mancher anderen Beobachter, die ihren Befunden abweichende Deutungen geben, vereinbar sind. Nach diesen Beobachtern tritt jede der feinen Endfasern, Fig. 61 n, der motorischen Nerven an ein Primitivbündel und geht hier in eine dem Bündel unmittelbar aufsitzende Platte d aus, die eine feinkörnige Beschaffenheit und einen oder mehrere Kerne (c) in ihrem Innern besitzt. Diese von Krause zuerst beschriebenen Endplatten liegen nach Engelmann's Darstellung innerhalb des Sarkolemmas.

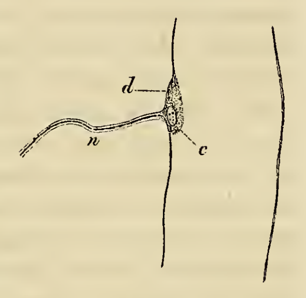


Fig. 61.

Die Endigung der Nerven ausserhalb des Sarkolemmas wird von Beale, Kölliker, Krause u. A. vertheidigt. Nach Beale bilden die Nervenenden auf der Oberfläche des Sarkolemmas ein äusserst feines Netzwerk, in dessen Knotenpunkten sich Bindegewebskörperchen befinden. Höchst wahrscheinlich ist das von Beale beschriebene Nervennetz nichts anderes als ein Bindegewebsnetz. Nach Kölliker verästeln sich die Nerven auf der Oberfläche des Sarkolemmas mit blassen, oft varicösen Endfasern; eigentliche Endorgane werden von ihm geleugnet. Eine Endigung der Nerven innerhalb des Sarkolemmas wird von Kühne, Margo, Engelmann u. A. behauptet. Nach Kühne durchbrechen die Nerven das Sarkolemma und stehen im Muskelinnern mit längs verlaufenden Körnerzügen in Verbindung. In andern Fällen soll der Axencylinder in das Innere des Muskels eindringen, hier auf der Innenseite des Sarkolemmas sich verzweigen und in mehrere Anschwellungen (Endknospen) ausgehen. Schon die grosse Verschiedenheit dieser Befunde macht ihre Deutung zweifelhaft. Margo beschreibt ein Endfasernetz innerhalb des Sarkolemmas, welches demjenigen Beale's ausserhalb des Sarkolemmas sehr ähnlich sieht. Der Axencylinder soll

*) Bowman, philosophic. transactions, 1840 and 41. Brücke, Denkschriften der Wiener Akademie, 1858. Schultze, Archiv f. Anatomie u. Physiologie, 1861. Häckel, ebend. 1857.

im Innern des Primitivbündels in feine Fasern übergehn, die mit einander und mit den Muskelkernen anastomosiren. Da, wie man aus dieser Uebersicht sieht, alle Angaben über die tiefer ins Muskelinnere dringenden Nervenfortsätze noch äusserst widersprechend sind, so erscheint es wohl gerechtfertigt, anzunehmen, dass die von Krause und Engelmann beschriebenen Endplatten die letzten vorerst bekannten Endorgane des Nerven im Muskel sind*).

§. 179. Chemische Zusammensetzung der Nervensubstanz.

Das Nervengewebe hat eine nach den einzelnen Elementartheilen und nach den Stellen seines Vorkommens ziemlich veränderliche chemische Zusammensetzung. Als nicht eigentlich der Nervensubstanz angehörig sind die Umhüllungshäute und Verbindungsmassen der Centralorgane und der peripherischen Nerven zu betrachten, so die Hirn- und Rückenmarkshäute, das in die Zusammensetzung der Centralorgane eingehende Bindegewebe, das Neurilemma und die Primitivscheide der Nervenfaser. Alle diese Gebilde bestehen aus leimgebender oder, wie die Primitivscheide und die Membran vieler Nervenzellen, aus elastischer Substanz. Die eigentliche Nervensubstanz, welche von diesen Umhüllungsgeweben eingeschlossen wird, zeigt nun manchfache Mischungsunterschiede, die aber meist der genaueren Analyse entgehen theils wegen der noch mangelhaften Kenntniss der die Nervensubstanz zusammensetzenden Stoffe theils wegen der Unmöglichkeit Nervenzellen von Nervenfasern isolirt darzustellen; ebenso lässt sich nicht entscheiden, ob und inwiefern einzelne der aus den Centralorganen gewonnenen Stoffe der zwischen den Zellen befindlichen Grundsubstanz angehören.

Aus der mikrochemischen Untersuchung darf geschlossen werden, dass der Axencylinder der Primitivfaser aus einem leicht gerinnenden Eiweisskörper besteht, während die Markscheide vorwiegend Fette enthält, die mit einer kleinen Menge einer Eiweisssubstanz gemengt sind. Im Inhalt der Nervenzelle überwiegen im Vergleich mit dem Inhalt des Nervenrohrs die Albuminate, der Kern ist ein in ziemlich festem Zustand befindlicher Eiweisskörper. Eigenthümlich sind dem Zelleninhalt die Körnchen dunkeln Pigments, deren chemische Natur und physiologische Function gänzlich unbekannt sind. Mit Ausnahme dieses einen Punktes, der, da das Pigment ein Zersetzungsproduct scheint, keine grosse Bedeutung hat, ist die Nervenmasse an den verschiedensten Stellen ihres Vorkommens qualitativ im Wesentlichen gleich zusammengesetzt, dagegen zeigt sie beträchtliche quantitative Unterschiede, d. h. Unterschiede in Bezug auf das Mengenverhältniss der zusammensetzenden Stoffe.

---

*) Kölliker, Würzburger naturw. Zeitschr., Bd. 3. Krause, Zeitschr. f. rat. Med., 3. R. Bd. 18, 20 u. 21. Kühne, Archiv f. patholog. Anatomie, Bd 17 u. 18. Engelmann, Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Nerv und Muskelfaser, Leipzig 1863.

Ueber die der Nervensubstanz eigenthümlichen Albuminate ist wenig ermittelt. Dass der den Axencylinder bildende Eiweisskörper mit dem Syntonin, dem von selbst gerinnenden Eiweisskörper der Muskeln, verwandt sei, schliesst man aus der leichten Gerinnbarkeit beider. Ausserdem befindet sich aber ein löslicheres Albuminat in der Markscheide, und die Eiweisskörper der Nervenzelle scheinen mehr dem letzteren als dem ersteren verwandt zu sein. Die Fette der Nervensubstanz sind theils die gewöhnlichen (Olein, Palmitin, Stearin), theils eigenthümliche, in ihrer chemischen Natur noch nicht näher erforschte. Aus diesen eigenthümlichen Nervenfetten hat Frémy zwei Säuren, eine stickstoffhaltige, die Cerebrinsäure, und eine stickstoff- und phosphorhaltige, die Oleophosphorsäure, dargestellt, die in ihren Löslichkeitsverhältnissen den Fetten gleichen, von denen aber namentlich ihrer Zusammensetzung wegen sehr zweifelhaft ist, ob sie den eigentlichen Fetten angereiht werden dürfen. Im Gehirn finden sich nicht unbeträchtliche Mengen von Cholestearin. Unter den Salzen überwiegen die phosphorsauren Alkalien. Eine Anzahl von Auswurfsstoffen, Inosit, Sarkin, Xanthin, Kreatin, Milchsäure, flüchtige Fettsäuren, Harnsäure, ist wie in andern Organen so auch im Gehirn aufgefunden worden.

Rücksichtlich des quantitativen Vorkommens dieser Stoffe in den einzelnen Theilen des Nervensystems ist ermittelt, dass die graue Substanz des Gehirns wasserreicher aber fettärmer ist als die weisse, und dass das Rückenmark im Ganzen weniger Wasser und mehr Fette enthält als das Gehirn. In den Nerven scheinen die gewöhnlichen Fette über die eigenthümlichen Hirnfette und das Cholestearin zu überwiegen.

Hauff und Walther fanden in der weissen Substanz des Gehirns 69—71 proc., in der grauen Rinde 84,8—86,6 proc. Wasser, von Bibra im Rückenmark ungefähr 66 proc., in den peripherischen Nerven schwankte der Wassergehalt zwischen 32 und 70 proc. Fett fand Lassaigne in der grauen Substanz 4,7, in der weissen 14,08 proc. Im Rückenmark erhielt v. Bibra 25 proc., in den Nerven äusserst wechselnde Mengen. Das fötale Gehirn ist nach Schlossberger wasserreicher und fettärmer, und der Unterschied zwischen grauer und weisser Substanz ist bei ihm in Bezug auf das Mengenverhältniss von Fett und Wasser verschwindend*).

§. 180. Chemische Zusammensetzung der Muskelsubstanz.

Als nicht zur eigentlichen Mulkelsubstanz gehörig ist die leimgebende Substanz des Perimysimus und die elastische Substanz des Sarkolemmas,

*) Lehmann, physiologische Chemie, Bd. 3. Schlossberger, Chemie der Gewebe. Frémy, ann. de chimie et de phys., 3 sér. t. II. v. Bibra, Annalen der Chemie u. Pharmacie, 1853. Hauff und Walther, ebend.

welche letztere übrigens den glatten Muskeln fehlt, zu erwähnen. Von der Substanz der Kerne ist nur bekannt, dass sie die allgemeinen Reactionen der Eiweisskörper zeigt. Der Inhalt der Muskelzellen ist bis jetzt erst bei den quergestreiften Muskelröhren näher untersucht, doch ist die Zusammensetzung der glatten Fasern im Wesentlichen damit übereinstimmend gefunden worden.

Schon die optische Beschaffenheit der Muskelröhren macht es wahrscheinlich, dass dieselben auch in chemischer Beziehung von verwickeltem Aufbau seien. Die Hauptmasse des Muskelinhalts besteht aus einer Reihe von Eiweisskörpern, die man noch nicht genügend von einander getrennt hat und daher häufig unter einer Bezeichnung, als Syntonin oder Muskelfaserstoff, zusammenfasst. Diese Eiweisskörper scheinen in der Muskelfaser theils in flüssiger theils in fest-flüssiger Form vorzukommen. Ein grosser Theil derselben wird durch Salzsäure aufgegenommen und gelöst, insoweit er letzteres nicht schon ist. In den vollkommen festen, geronnenen Zustand können sie alle, aber mit sehr verschiedener Leichtigkeit, übergeführt werden. Der eine dieser Eiweisskörper gerinnt schon, wenn nur die Blutbewegung durch den Muskel kurze Zeit unterbrochen wurde, er gerinnt daher einige Zeit nach dem Tode von selber; seine Ausscheidung in fester Form wird sehr beschleunigt durch die Compression des Muskels, wesshalb er fast niemals aus dem Muskelfleisch in flüssigem Zustand gewonnen werden kann. Die übrigen Eiweisskörper, die man durch Auspressen aus dem Muskel erhält, gehen bei Erhöhung der Temperatur in die feste Form über; ein erstes Gerinnsel setzt sich schon bei 40 — 45 °C. ab, ein zweites tritt erst bei ungefähr 70 °C. ein; hiernach sind unter den nach der spontanen Gerinnung zurückbleibenden Eiweisskörpern wohl mindestens noch zwei Modificationen zu unterscheiden.

Ausser den Eiweisskörpern finden sich im Inhalt der Muskelfaser Fette, ein rother dem Hämatin verwandter Farbstoff, Kreatin, Kreatinin, Sarkosin, Xanthin, Inosinsäure, Harnsäure. Im Herzmuskel wurde von Scherer Inosit, in den übrigen Muskeln von Meissner eine mit dem Traubenzucker wesentlich übereinstimmende Zuckerart nachgewiesen. Kurze Zeit nach dem Tode tritt ferner im Fleischsaft freie Milchsäure auf und nimmt dadurch das Muskelfleisch eine saure Reaction an, während der lebende Muskel neutral oder schwach alkalisch reagirt; nur nach heftiger Muskelanstrengung ist schon im frischen Muskelfleisch die freie Säure zu finden. Unter den Salzen überwiegen das Chlorkalium und die phosphorsauren Alkalien und Erden, während das Chlornatrium und die schwefelsauren Alkalien zurücktreten.

Liebig und Lehmann nahmen das Syntonin für einen festen Eiweisskörper, der mit dem gewonnenen Blutfibrin verwandt sei, da er sich wie dieses in verdünnter Salzsäure löse, und sich von ihm nur durch seine Unlöslichkeit in

salpetersaurem Kali unterscheide. Brücke stellte zuerst, auf die physikalischen Veränderungen des Muskels bei der Todtenstarre gestützt, die Ansicht auf, dass der lebende Muskel einen flüssigen aber sehr leicht gerinnbaren Eiweisskörper enthalte. Seine Bemühungen, diesen durch Auspressen noch in flüssiger Form zu erhalten, waren aber erfolglos. Später ist es jedoch Kühne gelungen aus mit verdünnter Salzlösung ausgespritzten Froschmuskeln eine Flüssigkeit auszupressen, aus der sich nach einiger Zeit spontan ein Gerinnsel absetzte. Auf die dann bei verschiedenen höheren Temperaturen eintretenden Eiweisscoagulationen hat früher schon Liebig und neuerdings Kühne aufmerksam gemacht.

Dass die freie Säure des Muskelfleisches Milchsäure sei, wurde von Liebig erwiesen. Du Bois-Reymond wies jedoch nach, dass die Milchsäure immer nur als Zersetzungsproduct, sei es in Folge der Zersetzung nach dem Tode, sei es in Folge angestrengter Muskelthätigkeit, auftrete. Von dem Einwirken des Sauerstoffs ist die Säuerung nach dem Tode unabhängig, da sie auch an Muskeln eintritt, die unter Quecksilber gebracht werden. Einwirkungen, welche den Eintritt der Todtenstarre des Muskels beschleunigen, z. B. eine Temperatur von 40—45 °C., beschleunigen auch den Eintritt der sauren Reaction. Diese dagegen bleibt aus, der Muskel verliert seine alkalische Reaction nicht, wenn man ihn kurze Zeit der Siedhitze aussetzt. Wodurch die Milchsäurebildung nach dem Tode veranlasst wird, ist nach diesen Thatsachen noch nicht sicher zu entscheiden. Am wahrscheinlichsten ist es, dabei einen Gährungsvorgang im Innern des Muskels anzunehmen, wodurch unter dem Einfluss der als Fermente wirkenden Eiweisskörper etwa der Muskelzucker in saure Gährung übergeht. Hiermit stimmt auch der hemmende Einfluss der Siedhitze überein, welche letztere ja überhaupt die Wirksamkeit der Fermente aufhebt*).

B. Physikalische Eigenschaften der Nerven und Muskeln.

§. 181. Elasticität und Cohäsion.

In ihren Elasticitäts- und Cohäsionsverhältnissen stimmen die Nerven und Muskeln vollkommen mit den übrigen thierischen Geweben überein, und ist hierüber schon in §. 25 und 26 das Erforderliche angeführt worden. Nur das eine dieser Gewebe, das Muskelgewebe, zeichnet sich dadurch vor allen andern Theilen des thierischen Körpers aus, dass es von einer höchst veränderlichen, durch die verschiedensten äusseren Einwirkungen bestimmbaren Elasticität ist. Die bekannteste der hierher gehörigen Elasticitätsveränderungen ist die Todtenstarre, eine Elasticitätszunahme, welche kürzer oder länger nach dem Tod eintritt, und durch welche die Muskeln steif, hart und unausdehnsam werden. Die Todtenstarre löst sich nach einiger Zeit

*) Lehmann, Schlossberger a. a. O. Liebig, chemische Untersuchung über das Fleisch, Heidelberg 1847. Du Bois-Reymond, de fibrae muscularis reactione, Berolini 1859. Kühne, Monatsberichte der Berliner Akademie, 1859. Meissner, Göttinger Nachrichten, 1862.

durch die Fäulniss, wobei die Muskeln an Vollkommenheit der Elasticität und an Cohäsion verlieren. Ursache der Todtenstarre ist die Gerinnung eines im lebenden Muskel in flüssiger Form enthaltenen Eiweisskörpers. Diese Gerinnung entsteht nicht bloss als gewöhnliches Leichenphänomen sondern auch nach der Abschneidung der Blutzufuhr und in Folge verschiedener physikalischer und chemischer Einwirkungen auf den Muskel. So entsteht die Muskelstarre bei Erhöhung oder Erniedrigung der Temperatur (Wärme- und Kältestarre), bei Einwirkung von Chloroform, Alkohol, verdünnten Säuren u. s. w. Häufig löst sich in diesen Fällen die Starre wieder, wenn die Ursachen, die sie erzeugt haben, zu wirken aufhören. So verschwindet die locale Muskelstarre, die nach Unterbindung der Gefässe entsteht, nach einiger Zeit, wenn man das Blut wieder zulässt, und der Muskel erlangt seine Reizbarkeit wieder. Das Aehnliche beobachtet man zuweilen bei der Wärme- und Kältestarre. Wo dagegen eine tiefere chemische Veränderung stattgefunden hat, da kann zwar manchmal die Starre wieder gelöst, nicht aber die Reizbarkeit wiederhergestellt werden.

Die Todtenstarre ist zuerst von Brücke als ein Gerinnungsphänomen erklärt worden. Nachdem man früher gegen diese Erklärung vielfach Widerspruch erhoben, ist sie jetzt ziemlich allgemein angenommen. Zu ihrer Befestigung hat namentlich die Beobachtung der Wärme- und Kältestarre und die Auffindung eines leicht gerinnbaren Eiweisskörpers im Muskelsaft beigetragen. Die Starre, welche durch Abschneidung der Blutzufuhr entsteht, ist mit der gewöhnlichen Todtenstarre jedenfalls identisch. Hiermit stimmt überein, dass nach Brown-Séquard in amputirten Gliedern nach längerer Zeit durch Einspritzen von arteriellem Blut die Todtenstarre gelöst und die Reizbarkeit wieder hergestellt werden kann. Man hat früher nur die intensivsten Grade der Starre zu unterscheiden vermocht, die immer erst einige Zeit nach dem Tode eintreten. Indem ich mittelst mikroskopischer Messungen der Dehnbarkeit die Elasticitätsverhältnisse der Mukeln erforschte, gelang es mir nachzuweisen, dass selbst bei den Muskeln kaltblütiger Thiere die Starre schon fast in dem Momente beginnt, in welchem der Muskel dem lebenden Thier entnommen, oder in welchem demselben die Blutzufuhr abgeschnitten wird. Aus diesem Grunde wurde es auch zur Ermittelung der Elasticitätsgesetze des Muskels erforderlich, die Untersuchung am lebenden, mit den Gefässen in Zusammenhang stehenden Muskel vorzunehmen. Rücksichtlich der Methoden dieser Untersuchung ist die unten angeführte Schrift zu vergleichen *).

§. 182. Elektrische Eigenschaften.

Die elektrischen Eigenschaften der unter den Bedingungen des Lebens stehenden Nerven und Muskeln bilden für die physiologischen Leist-

*) Ed. Weber, Art. Muskelbewegung. Wundt, Lehre von der Muskelbewegung. Brücke, Müller's Archiv 1842.

ungen dieser Gewebe eine wichtige Vorbedingung. Die Veränderungen, welche jene Eigenschaften theils nach dem Tode theils durch verschiedene äussere Einwirkungen erfahren, haben für uns nur insofern eine Bedeutung, als sie auf die Eigenschaften des lebenden Gewebes ein Licht werfen können. Wir werden daher zunächst von den elektrischen Erscheinungen am lebenden Nerven und Muskel handeln und sodann den Einfluss einiger der wichtigeren äusseren Bedingungen auf dieselben erörtern. Unter diesen äusseren Bedingungen wird der Einfluss elektrischer Ströme, der vorzüglich geeignet ist über die Ursachen der elektrischen Erscheinungen Aufschluss zu geben, hauptsächlich in Betracht zu ziehen sein. Dagegen werden wir die elektrischen Vorgänge in den Nerven und Muskeln bei ihrer Thätigkeit, die wesentliche Theilerscheinungen bei den Functionen jener Gewebe sind, erst im nächsten Capitel betrachten.

Jedes Stück eines dem lebenden Thier entnommenen noch unveränderten Nerven oder Muskels ist elektromotorisch wirksam. Bezeichnet man eine der Längsaxe des Nerven oder Muskels parallele Fläche als Längsschnitt, eine auf der Längsaxe senkrecht stehende Ebene als Querschnitt, so verhält sich jeder Punkt eines beliebigen Längsschnitts elektropositiv im Verhältniss zu jedem Punkt eines beliebigen Querschnitts. Dies bleibt gültig, ob der erstgenannte Punkt dem natürlichen oder einem künstlichen Längsschnitt des Nerven oder Muskels angehört, d. h. ob er von der natürlichen Oberfläche oder von einer beliebigen durch einen der Längsaxe parallel geführten Schnitt erhaltenen Fläche genommen ist. Ebenso kann der zweite Punkt dem natürlichen oder einem künstlichen Querschnitt angehören, d. h. er kann von dem natürlichen Sehnenende des Muskels, von der natürlichen Endigung eines Empfindungsnerven in seinem Sinnesorgan oder von einem auf die Längsaxe senkrecht geführten Durchschnitt genommen sein. In ähnlicher Weise sind zwei Punkte des Längsschnitts, obgleich in weit schwächerem Grade, gegen einander elektromotorisch wirksam, vorausgesetzt dass dieselben nicht symmetrisch zum Aequator des Nerven oder Muskels, d. h. zu einem die Oberfläche gleich weit von beiden Endquerschnitten umgränzenden Kreise, gelegen sind. Von zwei unsymmetrisch zum Aequator gelegenen Punkten des Längsschnitts aber verhält sich stets der dem Aequator nähere zu dem entfernteren elektropositiv, von zwei unsymmetrisch gelegenen Punkten des Querschnitts hingegen verhält sich der näher am natürlichen oder künstlichen Längsschnitt gelegene elektropositiv zum entfernter gelegenen.

Die Bezeichnungen natürlicher und künstlicher Längs- oder Querschnitt sind, wie überhaupt die ganze in diesem Gebiet gültige Terminologie, von du Bois-Reymond, dem Begründer der thierischen Elektricitätslehre, eingeführt worden. Je nach der Beschaffenheit des Gewebes ist natürlich bald die Benützung des natürlichen bald die Benützung des künstlichen Längs- oder Querschnitts leichter und desshalb auch gebräuchlicher. So sind bei den meisten Muskeln der natür-

liche und der künstliche Querschnitt fast gleich leicht zu benützen, da jeder Muskel in einer Sehne endigt und auch leicht senkrecht auf seine Fasern durchschnitten werden kann. Dagegen ist man bei den Nerven fast ganz auf den künstlichen Querschnitt angewiesen. Das natürliche Ende der Nerven liegt theils in den Centralorganen theils in den Muskeln und Sinnesorganen. Nun lassen sich in den Centralorganen die Nervenendigungen nicht isoliren, und die Muskeln sind selbst elektromotorisch wirksam; man kann also höchstens die Sinnesorgane, z. B. das Auge, als künstliche Querschnitte benützen, wobei aber wieder die verwickelte Structur dieser Organe in Betracht kommt. Dagegen stehen beim Muskel der Benützung des natürlichen und auch eines etwa herzustellenden künstlichen Längsschnitts zuweilen Bedenken im Wege. Da nämlich manche Muskeln einen sehr verwickelten Bau besitzen, indem nicht alle ihre Fasern parallel verlaufen, sondern die einzelnen Faserbündel sich durchkreuzen, so kann ein Punkt der Oberfläche des Muskels oder ein anscheinender Längsschnitt ebensowohl Längs- als Querschnitte enthalten. Natürlich ist es auch in solchen Fällen nicht möglich einen Aequator zu bestimmen. Von du Bois sind diese Schwierigkeiten in Bezug auf den sehr verwickelt gebauten musculus gastrocnemius des Frosches eingehender zergliedert worden *).

Die Intensität der Ströme, die durch einen Leiter fliessen, welcher den Punkt eines Längsschnitts mit dem Punkt eines Querschnitts oder zwei asymmetrisch zum Aequator gelegene Punkte des Längsschnitts oder des Querschnitts verbindet, ist an einem und demselben Nerven oder Muskel abhängig von dem Lageverhältniss der beiden Punkte zu einander. Am stärksten ist der abgezweigte, in dem Leiter vom Längs- zum Querschnitt fliessende Strom, wenn der Leiter einen Punkt des Aequators und einen Punkt des Querschnitts berührt. In dem Maasse, als der berührte Punkt nach der einen oder nach der andern Seite sich vom Aequator entfernt, wird der Strom schwächer. Weit geringer ist die Intensität der Ströme zwischen zwei Punkten des Längsschnitts oder zwischen zwei Punkten des Querschnitts. Die Intensität nimmt hier zu mit der asymmetrischen Lage der beiden Punkte zum Aequator, sie wird hingegen null, sobald diese Lage eine symmetrische geworden ist. Man bezeichnet daher solche Anordnungen des Versuchs, bei welchen ein Strom von einem Punkt des Längsschnitts und einem Punkt des Querschnitts abgeleitet wird, als starke Anordnungen, solche Anordnungen, bei welchen ein Strom von zwei asymmetrisch zum Aequator gelegenen Punkten des Längs- oder Querschnitts abgeleitet wird, als schwache Anordnungen, und solche Anordnungen endlich, bei welchen ein Strom von zwei symmetrisch zum Aequator gelegenen Punkten des Längs- oder Querschnitts abgeleitet wird, als unwirksame Anordnungen.

Die aufgeführten Anordnungen werden durch die Fig. 62 dargestellt. In derselben ist L der Längsschnitt, Q ein Querschnitt, A der Aequator des Nerven oder Muskels. Die Anordnung a ist die wirksamste, a, b und c sind starke An-

*) Du Bois-Reymond, über das Gesetz des Muskelstroms, Archiv f. Anatomie u. Physiologie, 1863.

ordnungen, dagegen sind d, e und f schwache Anordnungen, g und h sind unwirksame Anordnungen. Die Ströme gehen in jedem einzelnen Fall in der Richtung vom Längsschnitt zum Querschnitt oder (bei schwachen Anordnungen) von einem dem Aequator näheren zu einem ihm ferneren Punkte und lenken, wenn sie durch ein empfindliches Galvanometer auf eine Magnetnadel einwirken, die letztere entsprechend dieser Richtung ab.

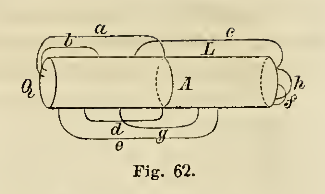


Fig. 62.

Die Fig. 63 veranschaulicht das angegebene Gesetz des Nerven- und Muskelstroms. Nehmen wir an, die Enden des den Strom ableitenden Bogens behielten eine constante Entfernung von einander und wir bewegten uns mit denselben von den Stellen a und b symmetrisch zum Aequator allmälig über die ganze Oberfläche des Nerven oder Muskels, so ist der Strom bei der Lage a b der abgeleiteten Punkte = o, in den Lagen c d, c e u. s. w. erhalten wir sodann nach einander die Stromstärken durch die Ordinaten 1, 2 u. s. f. ausgedrückt.

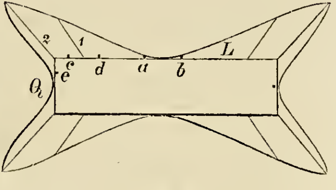


Fig. 63.

Ausser von dem Lageverhältniss der abgeleiteten Punkte ist die Intensität des Nerven- oder Muskelstroms abhängig von den Dimensionen des untersuchten Nerven- oder Muskelstücks, und zwar wächst die Intensität des Stroms sowohl mit dem Querschnitt als mit der Länge, so dass von zwei sonst übereinstimmenden Gewebsstücken von gleicher Länge das dickere und von zwei sonst übereinstimmenden Gewebsstücken von gleichem Querschnitt das längere den stärkeren Strom gibt. Die Intensität des Muskelstroms hängt endlich noch ab von der Beschaffenheit des Querschnitts: der frische natürliche Querschnitt zeigt einen schwächeren Gegensatz zum Längsschnitt, d. h. er ist positiver, als der künstliche oder durch Anätzen mit Salzlösung u. dgl. veränderte Querschnitt.

Zur Untersuchung der Gesetze des Nerven- und Muskelstroms muss eine sehr empfindliche stromprüfende Vorrichtung in den Schliessungsbogen, welcher den Strom von den ungleichartigen Punkten des Nerven oder Muskels ableitet, eingeschaltet werden. Zugleich müssen die gewöhnlich für derartige Zwecke benützten metallischen Schliessungsbogen an ihren das Gewebe berührenden Enden durch feuchte Leiter ersetzt werden, damit nicht das Gewebe durch die elektrolytischen Zersetzungsproducte, die sich stets an den in einen Stromeskreis eingeschalteten Metallenden absetzen, chemisch angegriffen werde. Endlich ist es höchst zweckmässig, wenn man als Flüssigkeit, durch welche die Berührung der Metalle mit den thierischen Theilen vermittelt wird, die Lösung eines dem betreffenden Metall angehörigen Salzes wählt, so dass also z. B. Zinkenden in Zinkvitriollösung tauchen und erst diese Lösungen vermittelst einer weiteren zwischengeschobenen Flüssigkeit, die den Nerven nicht verändert, mit dem letztern in Berührung kommen. Man bezweckt hiermit überhaupt die Ausscheidung elektrolytischer Zersetzungsproducte in dem ganzen Kreis, in welchem der Nerven- oder Muskelstrom wirkt, zu verhüten, weil jede solche Ausscheidung einen so genannten Polarisationsstrom in einer dem ursprünglichen Strom entgegengesetzten Richtung erzeugt,

der namentlich alle messenden Untersuchungen völlig unmöglich macht. Die in der Fig. 64 dargestellte neuerdings von du Bois-Reymond benützte Vorrichtung erfüllt die angegebenen Forderungen. Dieselbe besteht aus den Zuleitungs-

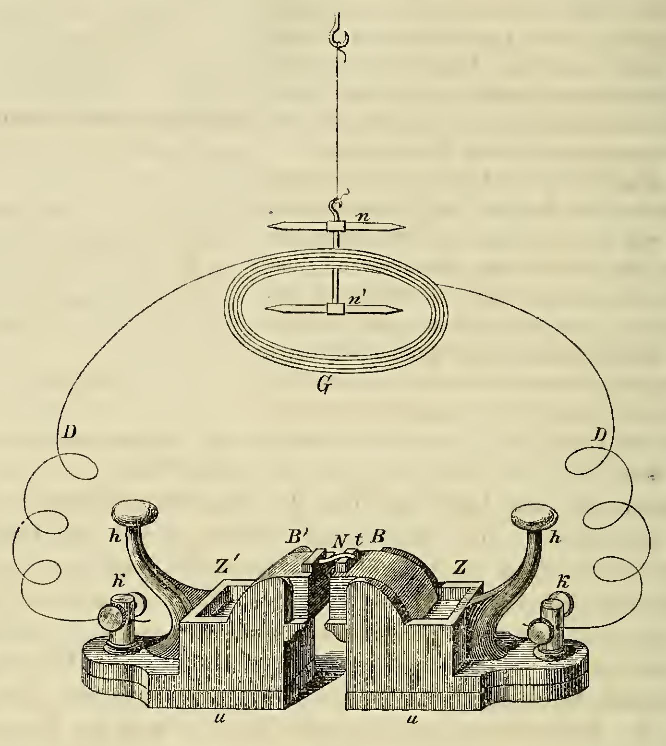


Fig. 64.

gefässen Z Z' mit den Bäuschen B B', aus dem Galvanometer G und aus den jene mit diesem verbindenden Kupferdrähten D. Die Zuleitungsgefässe Z Z' bestehen aus amalgamirtem Zink und werden mit Zinkvitriollösung gefüllt, sie sind aussen überfirnisst, stehen auf isolirenden Unterlagen u und sind mit Handhaben h versehen. Durch die Metallklemmen k werden sie mittelst der beiden Kupferdrähte D mit dem Galvanometer G verbunden. Die Bäusche B B' bestehen aus zusammengelegtem Filtrirpapier, das mit Zinkvitriollösung getränkt ist. Da die letztere nicht mit den thierischen Theilen in Berührung kommen darf, so kommen auf die Bäusche kleine Thonklötzchen t, die mit verdünnter Kochsalzlösung durchfeuchtet sind, auf diese Klötzchen wird dann der Nerv N oder der Muskel mit den abzuleitenden Punkten aufgelegt. Das Galvanometer muss für thierisch-elektrische Versuche von hoher Empfindlichkeit sein, es bedarf hierzu vieler (20—30,000) Windungen eines dünnen und wohl isolirten Kupferdrahts und eines Nadelpaars n n' von möglichst langsamer Schwingungsdauer. Zu diesem Zweck müssen die beiden mit den gleichen Polen entgegengesetzt gerichteten Magnetnadeln möglichst gleich magnetisch sein, es heben dann die über einander liegenden ungleichen Pole die Einwirkung des Erdmagnetismus nahezu auf. Ein auf diese Weise astatisch gemachtes Nadelpaar wird, weil es nur noch durch eine sehr geringe Richtkraft im magnetischen Meridian gehalten ist, durch die

schwächsten Ströme schon abgelenkt. Meyerstein und Meissner haben neuerdings ein Instrument beschrieben, an welchem eine sehr vollkommene Astasie leichter als an dem gewöhnlichen Multiplicator herzustellen ist, und welches sie als Elektrogalvanometer bezeichnen. In demselben befindet sich nur ein beweglicher Magnet, und zwar an der Stelle der unteren Nadel n'. Statt der oberen Nadel n ist in grösserer Höhe ein Magnet angebracht, der an einem Stativ auf- und abwärts, sowie auch etwas in horizontaler Richtung bewegt werden kann, und dem man eine solche Stellung gibt, dass er die Wirkung des Erdmagnetismus auf den beweglichen Magneten möglichst aufhebt. Die Ablenkungen des beweglichen Magneten liest man in einem durch denselben bewegten Spiegelchen mittelst eines in der Entfernung aufgestellten Fernrohrs ab, indem man die Bewegungen des von dem Spiegel zurückgeworfenen Bildes einer horizontalen Scala beobachtet, die an dem Fernrohr befestigt ist. Dieses Instrument ist besonders zu messenden Versuchen geeignet.

Bei seinen früheren Untersuchungen benützte du Bois statt der Zinkgefässe mit Kochsalzlösung gefüllte Glasgefässe und mit Kochsalzlösung getränkte Bäusche. In diesen Gefässen befanden sich Platinplatten, die mit dem Galvanometer in Verbindung standen. Diese Vorrichtung hatte den Uebelstand, dass bei ihr die Polarisation an den Platinplatten die Untersuchung erschwerte und namentlich genauere messende Beobachtungen unmöglich machte. Ist nämlich etwa auf dem Bausch B ein Längsschnitt, auf B' ein Querschnitt aufgelegt, so geht ein Strom von dem Gefäss Z aus durch das Galvanometer nach dem Gefäss Z', in Folge dessen entsteht in den Kochsalzgefässen eine Wasserzersetzung, an dem Platin des Gefässes Z scheidet sich das negative Zersetzungsproduct der Elektrolyse, der Sauerstoff, an dem Platin des Gefässes Z' das positive Zersetzungsproduct, der Wasserstoff, aus, es entsteht hierdurch ein Polarisations- oder Ladungsstrom, der von Z' nach Z, d. h. in umgekehrter Richtung wie der ursprüngliche Strom geht und daher die Stärke dieses Stromes allmälig schwächt. Beobachtungen mit solchen unpolarisirbaren Elektroden können, wie man leicht sieht, nur massgebend sein, falls man zuvor sich überzeugt hat, dass kein Polarisationsstrom im Kreise vorhanden ist, wenn also bei Verbindung der Bäusche B und B' mit einem indifferenten Leiter, z. B. mit einem dritten Bausch, die Magnetnadel keine Ablenkung zeigt. Ist eine solche vorhanden, so nimmt dieselbe durch längeres Geschlossenbleiben des Kreises allmälig ab, indem die erste Polarisation wieder eine zweite ihr entgegengesetzte erzeugt, wodurch jene allmälig zerstört wird. Die ganze Polarisation wird aber von vorn herein vermieden, wenn man unpolarisirbare Elektroden, d. h. Metallflächen, die mit einer Lösung desselben Metalls in Berührung stehen, anwendet. Hat man z. B. Zinkgefässe mit Zinkvitriollösung, so wird, wenn der Strom wieder von Z nach Z' geht, an der Metalloberfläche Z metallisches Zink niedergeschlagen, an der Oberfläche Z' scheidet sich Schwefelsäure aus und löst hier metallisches Zink auf, die Beschaffenheit des Metalls und der es berührenden Lösung wird also hier niemals verändert. Aus welcher Ursache amalgamirtes Zink günstiger wirkt als die rohe Metallfläche ist noch nicht sicher ermittelt.

Die mit dem Galvanometer zu beobachtende Intensität der thierisch-elektrischen Ströme ist stets eine sehr geringe. Diese geringe Intensität wird aber grossentheils durch den bedeutenden Widerstand veranlasst, welchen die thierischen Theile in dem Stromeskreis hervorbringen. Die elektromotorische Kraft, durch welche jene Ströme erzeugt werden, ist daher verhältnissmässig nicht so

unbedeutend. So fand ich die elektromotorische Kraft zwischen Längs- und Querschnitt des Gastrocnemius vom Frosch im Mittel = $^1/_{10}$ der elektromotorischen Kraft eines Daniell'schen Elementes, und die Beobachtungen von J. Regnauld am gleichen Muskel stimmen damit sehr nahe überein. Diese Zahl sagt jedoch über die ganze Summe elektromotorischer Kräfte, deren Sitz das Muskelgewebe ist, noch gar nichts aus, da sie nur den elektrischen Gegensatz der untersuchten Punkte des Längs- und Querschnitts ausdrückt, während der ganze Muskel aus einer unzähligen Menge solcher Punkte besteht. Daraus ist zu folgern, dass die Gesammtsumme elektromotorischer Kräfte im Muskel um sehr viel grösser ist als jene Zahl, und dass sie vielleicht die Kräfte der stärksten Elektromotoren, die wir künstlich herstellen können, noch übertrifft.

Auf noch weit einfachere Weise als mittelst des Galvanometers lässt sich der Nerven- oder Muskelstrom mit Hülfe des sogenannten stromprüfenden Froschschenkels, d. h. eines andern Nerven und seines zugehörigen Muskels, nachweisen. Da nämlich, wie wir später sehen werden, der Muskel in Zuckung geräth, wenn ein elektrischer Strom auf seinen Nerven einwirkt (s §. 187), so entsteht auch eine solche Zuckung im Moment, wo man mittelst des Nerven Längs- und Querschnitt der elektromotorisch wirksamen thierischen Theile mit einander verbindet. Die so entstehende Zuckung, die schon längst bekannt ist, führt in der Geschichte des Galvanismus den Namen der „Zuckung ohne Metalle". Sie ist natürlich nur dann zu beobachten, wenn die elektromotorische Wirksamkeit der thierischen Theile nicht zu gering ist, und daher dem empfindlichen Galvanometer gegenüber ein ziemlich unvollkommenes Prüfungsmittel.

Die Ströme der Nerven und Muskeln eines Gliedes oder des ganzen Körpers setzen sich zu einem Gesammtstrom zusammen, der, als die Resultante der sämmtlichen Einzelströme, durch diese in seiner Richtung bestimmt wird; da die Muskeln das weitaus massenhaftere Gewebe sind und stärkere Ströme als alle andern Gewebe entwickeln, so kann jener Gesammtstrom als die Resultante der Muskelströme betrachtet werden. Die Gesammtströme sind beim Menschen bis jetzt nicht nachgewiesen, wahrscheinlich theils weil der Gegensatz von Längs- und Querschnitt am lebenden Muskel des Menschen weniger bedeutend ist als an den Muskeln mancher Thiere, theils weil beim Menschen die Untersuchung nur durch die bedeckende Haut hindurch möglich ist. Auch beim Frosch sind die Gesammtströme weit schwächer, so lange die Haut nicht von den Gliedern entfernt ist. Diese Schwächung rührt jedoch nicht etwa von einem Widerstand her, welchen die Haut den Strömen bietet, sondern allein davon, dass die Haut die natürlichen Querschnitte der Muskeln vor der Berührung mit der Luft oder mit den ätzenden Flüssigkeiten der Zuleitungsgefässe schützt und dadurch länger die Positivität des Querschnitts erhält. Die Richtung des Gesammtstroms geht beim Frosch in jeder der hintern Extremitäten und ebenso im ganzen Thier von unten nach oben, so dass sich der Kopf des Thiers ähnlich dem Muskellängsschnitt positiv verhält, während sich die Füsse negativ verhalten.

Mit der Entdeckung der Gesammtströme hat die Auffindung der thierisch-elektrischen Ströme den Anfang genommen. Nobili wies zuerst mittelst des

Multiplacators den Strom des ganzen Frosches (den sogenannten „Froschstrom“) nach. Später bestrebte sich Mattencci das elektrische Verhalten der einzelnen Theile zu studiren, er beobachtete das ungleichartige Verhalten zwischen Sehne und Oberfläche des Muskels, führte dasselbe aber noch auf die Verschiedenheit der Gewebe zurück. Erst du Bois-Reymond wies nach, dass jene elektrischen Ungleichartigkeiten im Innern des Muskels ihren Sitz haben und Ausdruck einer besondern Molecularanordnung im Muskel sein müssen.

Zur Nachweisung der Gesammtströme wird entweder der enthäutete Frosch oder der unversehrte Frosch, nachdem man zuvor seine Haut, um die Positivität der Querschnitte zu zerstören, mit Kochsalzlösung bepinselt hat, auf die Zuleitungsbäusche aufgelegt. Bei der Auflegung des nicht enthäuteten Frosches wirkt oft der Umstand störend ein, dass in der Haut selbst schwache elektromotorische Kräfte ihren Sitz haben. Zwischen beliebigen Punkten der Froschhaut sind immer, wenn man sie ableitend berührt, Ströme nachweisbar, die durch die ursprüngliche Beschaffenheit der Haut bedingt sein müssen, und als deren Sitz die äussersten Hautschichten sich nachweisen lassen. Andere Ströme entstehen wieder, wenn man zwei Hautstellen ungleichzeitig mit ätzenden Flüssigkeiten, mit Lösungen von Salzen, Säuren, Alkalien, ableitend berührt. Diese „Ungleichzeitigkeitsströme“, wie sie du Bois nennt, sind immer in der Haut von der späteren zu der früheren, also im Galvanometerkreis von der früheren zu der späteren Berührungsstelle gerichtet. Ueber die Ursache sowohl der Eigenströme der Haut wie der Ungleichzeitigkeitsströme fehlen uns noch nähere Aufschlüsse *).

§. 183. Einfluss äusserer Einwirkungen auf den Nerven- und Muskelstrom.

Durch verschiedene äussere Einwirkungen kann sowohl der Nerven- als der Muskelstrom beträchtlich an Stärke abnehmen, ja sogar gänzlich aufhören oder seine Richtung umkehren. Immer schwindet der Strom allmälig mit dem Tode des Thiers, und zwar bei warmblütigen Thieren schneller als bei kaltblütigen, in den Nerven schneller als in den Muskeln, in den Centralorganen früher als in den Nervenstämmen, und in diesen wieder früher als in ihren Verzweigungen. Wahrscheinlich folgen sich die Gewebe in Bezug auf ihre ursprünglichen elektromotorischen Kräfte in dieser nämlichen Reihenfolge, und geschieht also das Sinken der elektromotorischen Kraft nach dem Tode um so rascher, je grösser dieselbe ursprünglich war. Im Allgemeinen dauert die Stromentwicklung der Nerven und Muskeln viel länger an als ihre physiologische Leistungsfähigkeit (ihre Fähigkeit Reize zu leiten oder auf Reize sich zu bewegen). Unmittelbar vor dem gänzlichen Erlöschen des Stromes erfolgt zuweilen

*) Du Bois-Reymond, Untersuchungen über thierische Elektricität, Bd. 1 und 2. Derselbe, Beschreibung einiger Versuchsweisen und Vorrichtungen zu elektrophysiologischen Zwecken, Abhandlungen der Berliner Akademie, 1862. Meyerstein und Meissner, Zeitschr. für rat. Medicin, 3. R. Bd 11. Die ältere Literatur ist vollständig gesammelt in dem oben citirten Werk von du Bois-Reymond.

eine Umkehr desselben, so dass sich auf kurze Zeit der Längsschnitt negativ und der Querschnitt positiv verhält. Alle äusseren Einflüsse, welche zerstörend auf den Nerven einwirken, wie zu hohe oder zu niedere Temperatur, starke elektrische Ströme, chemische Stoffe, welche die Structur des Gewebes angreifen, vernichten auch dessen elektromotorische Wirksamkeit *).

§. 184. Der Elektrotonus.

Von besonderer Wichtigkeit für die Erkenntniss der von den Nerven und Muskeln ausgehenden elektrischen Wirkungen ist die Untersuchung des Einflusses constanter elektrischer Ströme, die eine Strecke des Nerven oder des Muskels durchkreisen, auf den Strom dieser Gewebe. Es unterscheidet sich aber in dieser Beziehung der Nerv wesentlich von dem Muskel, indem der letztere Erscheinungen zeigt, die von den Wirkungen des Stromes auf andere feuchte Leiter nicht erheblich abweichen, während der erstere sich ganz eigenthümlich verhält. Den Zustand, in welchen der Muskel oder Nerv in Folge des Durchleitens eines constanten Stromes geräth, bezeichnet man als Elektrotonus.

Der Elektrotonus des Muskels ist beschränkt auf die von dem Strome durchflossene Muskelstrecke. Er besteht in einer solchen Veränderung des natürlichen Muskelstroms, wie es der durch den constanten Strom erzeugten inneren Polarisation des Muskels entspricht; der constante Strom bewirkt in dem Muskel einen Gegenstrom, der sich mit dem Muskelstrom summirt. Hat der constante Strom im Muskel dieselbe Richtung wie der Muskelstrom, geht er also vom Querschnitt zum Längsschnitt, so ist auch der Gegenstrom ihm gleich gerichtet, der Muskelstrom wird also verstärkt; hat aber der constante Strom im Muskel eine dem Muskelstrom entgegengesetzte Richtung, so wird umgekehrt der Muskelstrom durch den Gegenstrom vermindert. Der Elektrotonus des Muskels hat das Eigenthümliche, dass er, in abnehmender Stärke, noch einige Zeit andauert, nachdem der ihn erzeugende Strom schon aufgehört hat; hierdurch sind die durch ihn bewirkten Veränderungen des Muskelstroms allein nachweisbar.

Der Elektrotonus des Muskels hängt innig zusammen mit der von du Bois entdeckten Eigenschaft der innern Polarisation, welche alle mit leitenden Flüssigkeiten getränkte poröse Körper besitzen. Auch die innere Polarisation dauert noch einige Zeit nach dem Aufhören des sie erzeugenden Stromes an und gibt sich daran zu erkennen, dass der durchflossene feuchte Körper nun selbst schwach elektromotorisch wirksam ist, indem er einen dem ursprünglichen entgegengesetzt gerichteten Strom entsendet. Der Muskel unterscheidet sich also von andern mit Elektrolyten getränkten porösen Körpern im Wesentlichen nur darin, dass bei

*) Du Bois-Reymond, Untersuchungen über thierische Elektricität, Bd. 2.

ihm dieser Strom der innern Polarisation sich mit dem ursprünglichen Muskelstrom summirt *).

Der Elektrotonus des Nerven stimmt mit dem Elektrotonus des Muskels überein, mit dem wesentlichen Unterschiede jedoch, dass sich beim Nerven die Veränderung nicht auf die von dem Strom durchflossene Strecke beschränkt, sondern dass sie sich über dieselbe hinaus zu beiden Seiten mit abnehmender Stärke fortpflanzt, zugleich aber in äusserst kurzer Zeit nach dem Aufhören des Stroms wieder verschwindet. Der Elektrotonus des Nerven kann daher nicht wie derjenige des Muskels nach der Unterbrechung des ihn erzeugenden Stromes noch beobachtet werden, dagegen ist er leicht während der Dauer des Stroms an ausserhalb der durchflossenen Strecke gelegenen Stellen des Nerven nachzuweisen. Indem er sich zu dem ursprünglichen Nervenstrom summirt, verstärkt er oder schwächt er denselben je nach der Richtung, die der constante elektrotonisirende Strom hat. Ist der letztere im Nerven vom Querschnitt zum Längsschnitt gerichtet, d. h. liegt die positive Elektrode (die Anode) dem Querschnitt näher, so verstärkt er den Nervenstrom, ist er umgekehrt vom Längsschnitt zum Querschnitt gerichtet, d. h. liegt die negative Elektrode (die Kathode) dem Querschnitt näher, so schwächt er den Nervenstrom. Da nun der Nerv auf jeder Seite des constanten Stroms einen Querschnitt besitzt, so treten auch in jedem Nerven immer beide Fälle gleichzeitig auf: auf der Seite der positiven Elektrode wird der Nervenstrom durch den Elektrotonus verstärkt, auf der Seite der negativen Elektrode wird er geschwächt. Man unterscheidet daher zwei Phasen des Electrotonus und bezeichnet die Verstärkung des Nervenstroms auf der Seite der Anode als positive Phase des Elektrotonus oder als Anelektrotonus, die Schwächung des Nervenstroms auf der Seite des negativen Pols als negative Phase des Elektronus oder als Katelektrotonus. Werden, während sich eine Strecke des Nerven im Elektrotonus befindet, zwei symmetrisch zum Aequator gelegene Punkte des Längsschnitts abgeleitet, so zeigt sich diese sonst unwirksame Anordnung elektromotorisch wirksam, indem im Nerven ein Strom in der Richtung des elektrotonisirenden Stromes geht.

Die Erscheinungen des Elektrotonus der Nerven erklären sich am einfachsten, wenn man annimmt, dass der ursprüngliche Nervenstrom in unveränderter Grösse fortdauert, dass aber zu ihm ein anderer Strom, der Strom des elektrotonischen Zustandes, hinzutritt, welcher im ganzen Nerven die gleiche Richtung, nämlich die Richtung des elektrotonisirenden Stromes, hat, und daher den ihm gleichgerichteten Strom der einen Nervenhälfte verstärkt und den ihm entgegengesetzt gerichteten Strom der andern Nervenhälfte schwächt. Der Strom des Elektrotonus nimmt

*) Du Bois-Reymond, report of the british association at Belfast, London 1853. Derselbe, Berliner Monatsberichte, 1856.

sehr schnell mit der Entfernung von den Elektroden des constanten Stromes ab. Auch beim Nerven ist also die elektrotonische Veränderung jenseits der Elektroden eine begrenzte. Der elektrotonische Zuwachs ist ferner wie der Nervenstrom gebunden an die Leistungsfähigkeit des Nerven, alle Einwirkungen, welche den Nervenstrom schwächen oder aufheben, vermindern oder vernichten daher auch die Grösse des elektrotonischen Zuwachses.

Der elektrotonische Zuwachs ist um so grösser, eine je längere Nervenstrecke vom Strome durchflossen wird, vorausgesetzt dass dabei die Stromstärke im Nerven keine Aenderung erfährt. Der elektrotonische Zuwachs nimmt ferner bis zu einer gewissen Grenze mit der Stärke des ihn erzeugenden Stromes zu. Allzu starke Ströme dagegen setzen, indem sie den Nerven erschöpfen, sehr schnell den Zuwachs herab.

In der relativen Grösse des Zuwachses besteht nach du Bois-Reymond und Ranke zwischen der positiven und negativen Phase des Elektrotonus ein constanter Unterschied: schon im möglichst leistungsfähigen Nerven übertrifft nämlich der positive Zuwachs immer den negativen; mit dem Sinken der Leistungsfähigkeit nimmt dann der negative Zuwachs noch weit schneller ab als der positive, so dass das Uebergewicht des letztern fortan grösser wird. Ist aber der negative Zuwachs endlich auf ein gewisses Minimum herabgesunken, so verändert er sich nur noch sehr langsam, während der positive Zuwachs schneller sinkt, der Unterschied gleicht sich daher allmälig wieder aus.

Die Veränderung des Nervenstroms durch den elektrotonischen Zuwachs lässt sich durch Fig. 65 versinnlichen. In derselben sind A und K die beiden Elektroden (Anode und Kathode), die an den Nerven N N′ angelegt sind. a′ b′ c′ d′ ist die Curve des Nervenstroms, $\alpha\ \beta\ \gamma\ \delta$ die Curve der Stromstärken des Elektrotonus, der zwischen β und γ gelegene Abschnitt dieser Curve ist unbekannt; endlich a b c d ist die aus den beiden vorigen construirte Curve der aus dem ursprünglichen Nervenstrom und dem Elektrotonus resultirenden Stromstärken.

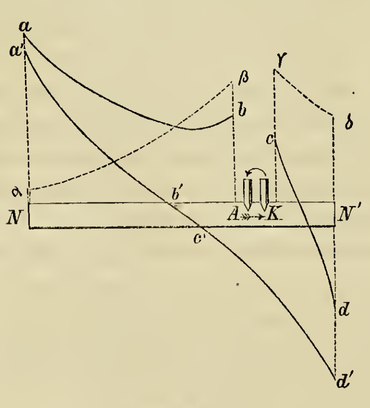


Fig. 65.

Zur Untersuchung des Einflusses der Länge der vom Strom durchflossenen Strecke auf die Grösse des elektrotonischen Zuwachses hat du Bois ein sehr einfaches Verfahren angegeben. Er unterbindet nämlich den Nerven mittelst eines feuchten Fadens zwischen den Elektroden. Dadurch wird die wirksame Nervenstrecke verkürzt, während doch die Stromstärke im Nerven dieselbe bleibt. Würde man die Elektroden selbst einander nähern, so würde die Verminderung des Widerstandes den Einfluss der Verkürzung der durchflossenen Strecke wieder compensiren. Ein ähnliches Verfahren

wandte du Bois an, um den Beweis zu führen, dass der elektrotonische Zuwachs nicht von Stromesschleifen herrühre, sondern wirklich Ausdruck einer innern Veränderung des Nerven selbst ist. Er unterband nämlich den Nerven mit einem feuchten Faden zwischen der vom Strom durchflossenen und der zum Galvanometer abgeleiteten Strecke. Der elektrotonische Zuwachs schwand hier völlig, während doch für Stromesschleifen ein feuchter Faden ebenso gut wie der Nerv Leiter sein müsste.

Du Bois hat noch den Einfluss einiger anderen Momente auf die Stärke des elektrotonischen Zuwachses untersucht. So fand er, dass derselbe bei gleichbleibender Grösse der durchflossenen Nervenstrecke am grössten ist, wenn der Strom den Nerven parallel seiner Längsaxe durchfliesst, während dagegen der Zuwachs ganz verschwindet, wenn der Strom zur Längsaxe senkrecht ist. Auch die Länge der abgeleiteten, in den Galvanometerkreis eingeschalteten Nervenstrecke ist von bedeutendem Einfluss. Dieser Einfluss ist ein verwickelter, lässt sich jedoch aus den oben erörterten Thatsachen leicht ableiten. Man hat dabei immer nur den ursprünglichen Nervenstrom und den Strom des Elektrotonus von einander zu trennen und zu beachten, dass der letztere abnimmt mit der Entfernung von der durchflossenen Strecke.

Die Untersuchung des Elektrotonus geschieht mit denselben Hülfsmitteln wie diejenige des ursprünglichen Nervenstroms. Nachdem man den Strom des ruhenden Nerven nach dem Galvanometer abgeleitet hat, schaltet man eine etwas von der abgeleiteten entfernte Nervenstrecke in einen constanten Strom ein. Je nach der Richtung desselben beobachtet man dann positive oder negative Phase, Zu- oder Abnahme des ursprünglichen Nervenstroms. Auch mit dem stromprüfenden Froschschenkel lässt sich nachweisen, dass der Nervenstrom sich verändert. Im Moment wo der constante Strom durch eine Nervenstrecke geschlossen wird, geräth nämlich der Muskel des mit irgend einer andern entfernten Nervenstrecke in Berührung stehenden stromprüfenden Nerven in Zuckung. Man bezeichnet diese durch den elektrotonischen Zuwachs entstehende Zuckung als secundäre Zuckung vom Nerven aus (im Gegensatz zur secundären Zuckung vom Muskel aus, s. §. 197). Eine besondere Form dieser Zuckung ist die von du Bois sogenannte paradoxe Zuckung. Diese besteht darin, dass, wenn ein Nervenstamm in zwei Aeste A und B sich spaltet, bei der Reizung von A nicht bloss der zu A gehörige sondern auch der zu B gehörige Muskel zuckt. Man nennt diese Zuckung paradox, weil sie dem Gesetz der isolirten Leitung der Erregung in der Nervenfaser zu widersprechen scheint *).

§. 185. Theorie des Nerven- und Muskelstroms.

Die Strömungserscheinungen am ruhenden, lebensfähigen Nerven und Muskel zeigen, dass die Oberfläche dieser Gewebe sich elektropositiv verhält zu ihrem Querschnitt. Das Bestehenbleiben derselben Gegensätze, wenn man durch Anlegung künstlicher Längsschnitte und Querschnitte das Gewebe in beliebig kleine Stücke trennt, beweist, dass die elektromotorischen Kräfte, von welchen die Strömungserscheinungen herrühren, ohne Zweifel noch an den Elementartheilen eines jeden Nerven oder

*) Du Bois-Reymond, Untersuchungen über thierische Elektricität, Bd. 2.

Muskels wirksam sind. Die Erscheinungen des Elektrotonus lehren uns aber ausserdem eigenthümliche Veränderungen dieser Strömungserscheinungen kennen, welche uns dieselben nicht einmal auf feste Gegensätze zwischen Oberfläche und Querschnitt der elementaren Nerven- und Muskelfaser zurückführen lassen, sondern welche uns nöthigen jeden dieser Elementartheile in kleinere Molecüle zu trennen, die, als die Träger der elektromotorischen Kräfte, durch ihre Lageänderungen alle jene Veränderungen erklärlich machen, welche der Nerven- und Muskelstrom unter dem Einfluss eines andern Stromes sowie durch verschiedene sonstige Einwirkungen erfahren kann.

Du Bois-Reymond, der zuerst die Nothwendigkeit einer Molecularhypothese für die thierisch-elektrischen Erscheinungen nachwies, hat selbst zugleich diejenige Hypothese ausgebildet, durch welche bis jetzt jene Erscheinungen am einfachsten erklärt werden können. Den Strom des ruhenden Nerven und Muskels leitet er ab aus einem regelmässigen System peripolar-elektrischer Molecüle. Der ruhende, leistungsfähige Nerv und Muskel besteht, so ist die Annahme aus einer unendlichen Anzahl elektromotorischer Elemente, deren jedes, wie die Fig. 66 zeigt, eine positive Aequatorialzone und zwei

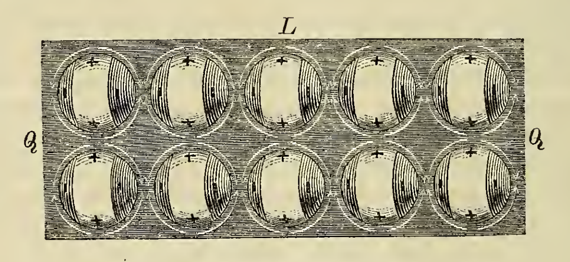


Fig. 66.

negative Polarzonen besitzt; erstere ist gegen die Längsschnitte (L), letztere sind gegen die Querschnitte (Q) hin gerichtet. Denkt man sich den Nerven und Muskel aus einem solchen System peripolarer Molecüle zusammengesetzt, so erklärt sich daraus unmittelbar, wie in einem leitenden Bogen, der den Längsschnitt mit dem Querschnitt verbindet, ein Strom von dem ersteren zum letzteren geht, der, wenn in den Bogen eine Magnetnadel eingeschaltet ist, ablenkend auf dieselbe wirken kann.

Dagegen können die Ströme zwischen asymmetrisch zum Aequator gelegenen Punkten eines Längsschnitts oder Querschnitts aus einem derartigen System nicht abgeleitet werden, so lange man annimmt, dass die elektromotorischen Kräfte der einzelnen Molecüle constant andauern. Ebenso bleibt bei dieser Annahme die verschiedene Intensität der Ströme, je nachdem man einen dem Aequator näheren oder ferneren Punkt des Längsschnitts mit dem Querschnitt verbindet, unerklärlich. Denn

welche Stelle von L und Q (Fig. 66) ableitend berührt werden mag, stets werden am Längsschnitt gleich viele Aequatorialzonen, am Querschnitt gleich viele Polarzonen von den berührenden Endpunkten des ableitenden Bogens getroffen. Alle die angeführten Erscheinungen, die Ströme schwacher Anordnung sowie die verschiedene Intensität der Ströme starker Anordnung, erklären sich aber, wenn man annimmt, dass im Nerven und Muskel, nachdem dieselben dem lebenden Thier entnommen sind, die einzelnen Molecüle mit verschiedener Geschwindigkeit ihre elektromotorischen Kräfte verlieren. Dann werden nicht nur zwischen den ungleichartigen Schnitten (Längsschnitt und Querschnitt), sondern auch zwischen den stärker und schwächer elektromotorisch wirksamen Theilen eines und desselben Schnittes Ströme entstehen müssen, welche in dem ableitend angelegten Bogen von den elektromotorisch wirksameren zu den unwirksameren Theilen gerichtet sind.

Ausser der Annahme, dass die elektromotorischen Kräfte der Nerven- und Muskelmolecüle in verschiedenem Grade inconstant sind, ist speciell für den Muskel noch eine zweite Hülfshypothese nothwendig, um die Beobachtungen erklärbar zu machen. Da nämlich am frischen und vollkommen unveränderten Muskel der natürliche Querschnitt sich gar nicht oder nur schwach elektronegativ verhält, so kann auch für ihn eine rein peripolare Anordnung keine Gültigkeit haben. Du Bois stellt daher die Hypothese auf, dass am natürlichen Querschnitt eine dünne Lage elektropositiver Muskelsubstanz sich befindet. Man kann sich dies anschaulich machen, wenn man sich an die Querschnitte Q in obiger Fig. noch einmal eine Reihe halber peripolarer Molecüle (halbirt in der Mitte der Aequatorialzone) angesetzt denkt. Diese Schichte bezeichnet du Bois als „parelektronomiche Schichte“ und nimmt an, dass sie sehr leicht zerstörbar sei, so dass sie bei der Benetzung der Sehne mit Kochsalzlösung sogleich, ausserdem aber durch das Absterben des Muskels allmälig von selbst verschwinde.

Zur Erklärung des elektrotonischen Zuwachses kann man sich schon im ruhenden Nerven und Muskel jedes peripolare Molecül in zwei dipolare zerlegt denken, die ihre positiven Pole einander zukehren und ihre negativen Pole von einander abwenden. Zwei zusammengehörige dipolare Molecüle ersetzen so in ihrer Wirkung vollständig ein peripolares, und das aus jenen aufgebaute System in Fig. 67 lässt sich unmittelbar dem System der Fig. 66 substituiren. Wir können die neue Anordnung immer noch als peripolare bezeichnen, da wir hier die peripolaren Einzelmolecüle nur durch peripolare Molecülgruppen ersetzt haben. Setzt man nun voraus, dass in einem solchen System jedes Molecül drehbar sei, so wird bei der Einwirkung des elek-

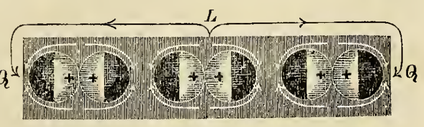
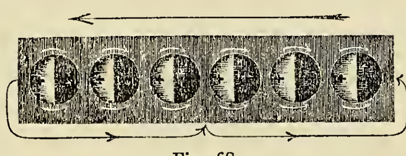


Fig. 67.

trischen Stromes zwischen den Elektroden eine Vertheilung eintreten müssen, wie sie ähnlich in jedem von einem Strom durchflossenen Elektrolyten stattfindet: jedes Molecül wird seinen positiven Pol dem negativen des constanten Stroms und seinen negativen Pol dem positiven des constanten Stroms zukehren. Nur wird, da die Molecüle unseres Systems an und für sich schon elektromotorische Kräfte besitzen, zu erwarten sein, dass einerseits die secundär-elektrische Wirkung stärker ausfällt als in einem gewöhnlichen Elektrolyten, und dass anderseits doch auch das Gewebe in demjenigen Sinne wirksam zu sein fortfährt, in welchem es vor der Einwirkung des constanten Stromes wirksam war. Man kann sich dies versinnlichen, indem man sich die einzelnen Molecüle so gedreht denkt, dass sie nicht vollständig in die dipolare Anordnung übergeführt sind, sondern zwischen dieser und der peripolaren Anordnung die Mitte halten. Beim Muskel beschränkt sich die innere Polarisation, die wir als Uebergang des Systems in die dipolare Anordnung deuten, wie bei andern Elektrolyten auf die zwischen den Polen gelegene Strecke. Beim Nerven dagegen pflanzt sie sich mit abnehmender Stärke über die Pole hinaus fort. Die Fig. 68 versinnlicht uns hiernach die neue Anordnung der Molecüle im Nerven, wenn eine Strecke desselben vom constanten Strom in der Richtung des oberen Pfeils durchflossen ist. Dabei ist jedoch zu beachten, dass, wie oben bemerkt, in der Wirklichkeit das System immer nur in einer gewissen Mittelstellung zwischen dieser und der in Fig. 67 gezeichneten Anordnung begriffen ist, so dass der ursprüngliche Nervenstrom immer im Uebergewicht bleibt, und die dipolare Anordnung nur auf der Seite des positiven Poles als positiver Zuwachs, auf der Seite des negativen Poles als negativer Zuwachs sich geltend macht.


Fig. 68.

Die Untersuchung der Stromvertheilung in Leitern mit einem zusammengesetzten System elektromotorischer Molecüle, wie es in den Nerven und Muskeln sich findet, gehört zu den schwierigsten Aufgaben der mathematischen Physik. Du Bois-Reymond hatte geglaubt, dass auch die schwachen Ströme des Längs- und Querschnitts aus der aufgestellten Hypothese sich ableiten liessen. Da wir uns nämlich die elektrischen Molecüle sämmtlich in einem unwirksamen Leiter eingebettet denken müssen, so glaubte du Bois aus den Stromescurven, die sich in diesem unwirksamen Leiter verbreiten, die Ströme der schwachen Anordnungen herleiten zu können. Helmholtz bewies jedoch, dass diese Ströme weder bei der hypothetisch vorausgesetzten noch bei einer andern mit den sonstigen Erscheinungen übereinstimmenden Anordnung der elektrischen Molecüle erklärt werden können. Die elektrischen Wirkungen im Innern des Systems müssen nämlich offenbar sämmtlich gegenseitig sich aufheben, da immer eine negative Polarzone an eine andere negative Polarzone und eine positive Aequatorialzone an eine andere positive Aequatorialzone anstösst. Es bleiben also nur diejenigen Wirkungen bestehen, welche der

Oberfläche des Ganzen angehören. Ein Muskelprimitivbündel oder eine Nervenfaser verhalten sich also trotz der verwickelten Molecularanordnung in ihrem Innern ebenso wie ein Körper mit gleichmässig positiver Oberfläche und gleichmässig negativem Querschnitt (etwa wie ein kupferner Cylinder, dessen Mantel verzinkt ist). Stellt man nun an einem solchen Körper mittelst eines leitenden Bogens eine Verbindung zwischen Längs- und Querschnitt her, so muss in dem Bogen ein Strom vorhanden sein, der die gleiche Intensität besitzt, welche Stelle des Längs- oder Querschnitts man auch berührt hat, da der elektrische Gegensatz immer der nämliche bleibt. Zwischen zwei Punkten des Längsschnitts oder des Querschnitts allein wird dagegen niemals ein Strom entstehen können. Dies ändert sich jedoch, wenn die elektromotorischen Kräfte der einzelnen Molecüle in ungleichem Maasse abnehmen, wie dies für die thierischen Theile äusserst wahrscheinlich ist. Durch Eintrocknung, Berührung mit der Luft und mit fremdartigen Flüssigkeiten scheinen die oberflächlichen Theile der Gewebe rasch abzusterben. Hierauf weist insbesondere die grosse Vergänglichkeit der parelektronomischen Schichte hin. Man muss zur Erklärung der Gesetzmässigkeit der angeführten Abweichungen annehmen, dass auch jenes Absterben mit einer gewissen Gesetzmässigkeit geschieht, dass also etwa immer die in der Nähe des Aequators gelegenen Elemente länger ihre elektromotorischen Kräfte bewahren, als die davon ferner gelegenen, eine Annahme, die mit der Thatsache, dass die Gewebe von den Querschnitten aus abzusterben pflegen, übereinstimmt. Aehnliche Abweichungen könnten entstehen, wenn in dem System die elektromotorischen Kräfte der einzelnen Molecüle etwa durch die sie umkreisenden Ströme verändert würden. An einem Schema aus peripolaren Zinkkupfermolecülen, an welchem du Bois ebenfalls die Ströme der schwachen Anordnung beobachtete, ist die Abweichung von der Theorie wahrscheinlich durch die letztgenannte Ursache bedingt *).

Die Aenderungen im elektrischen Verhalten der Nerven und Muskeln während ihrer Thätigkeit bestätigen die aus den Erscheinungen des Elektrotonus abgeleitete Molecularhypothese. Vgl. über dieselben §. 197.

2. Die Vorgänge in den Nerven und Muskeln bei ihrer Thätigkeit.

A. Aeussere Erscheinungen der Nerven- und Muskelthätigkeit.

§. 186. Erregbarkeit der Nerven und Muskeln.

Unter dem Einfluss innerer oder äusserer Bedingungen treten Nerv und Muskel aus dem ruhenden in den thätigen Zustand über. Man bezeichnet jene äusseren Bedingungen als Erregungsmittel oder Reize, und die Eigenschaft der Nerven und Muskeln in den thätigen Zustand überzugehen als Erregbarkeit oder Reizbarkeit. Die inneren Reize, welche die Thätigkeit der Nerven und Muskeln erregen, sind die von den Nervenzellen ausgehenden Impulse, die entweder, wie die Wil-

*) Du Bois-Reymond, a. a. O. Bd. 1 u. 2.

lensimpulse, von äusseren Anregungen unabhängig sind, oder die, wie die Refleximpulse, selbst durch äussere Reize erst angeregt werden. Unter den äusseren Reizen müssen wir solche unterscheiden, die, wie Licht- und Schallwellen, nur mittelst besonderer Anhangsorgane (der Sinnesorgane) erregend wirken können, und solche, die bei ihrer unmittelbaren Einwirkung auf den Nerven oder Muskel diesen in den thätigen Zustand überführen. Wir haben hier, wo es sich um die Erforschung der allgemeinen Erscheinungen der Nerven- und Muskelthätigkeit handelt, auch nur mit diesen allgemeinen Nerven- und Muskelreizen uns zu beschäftigen. Sie sind: der elektrische, mechanische, chemische und thermische Reiz.

Als Hülfsmittel, um den Uebergang des Nerven oder Muskels aus dem ruhenden in den thätigen Zustand zu erkennen, benützen wir die unserer unmittelbaren Beobachtung zugänglichen Effecte, in welchen der thätige Zustand sich ausspricht, nämlich die Muskelzuckung bei Reizung des Muskels oder des Bewegungsnerven, und die Sinnesempfindung oder Reflexbewegung bei Reizung des Empfindungsnerven. Den Grad der Reizbarkeit einer Nerven- oder Muskelstrecke bemessen wir nach der Grösse des Effectes, die ein gegebener Reiz hervorbringt, und die Wirksamkeit der Reize bemessen wir anderseits an der Grösse des Effectes, die wir an einer Nerven- oder Muskelstrecke von bekannter Reizbarkeit beobachten.

Da es sich hier nicht um die speciellen Functionen der einzelnen Nerven oder Muskeln, sondern um die allgemeinen Erscheinungen der Nerven- und Muskelthätigkeit handelt, so versteht es sich von selbst, dass wir vorwiegend diejenigen Nerven und Muskeln in Betracht ziehen, bei welchen der Uebertritt in den thätigen Zustand sich leicht durch äussere Kennzeichen verräth. Die secretorischen Nerven kommen daher fast gar nicht in Rücksicht; auf die Untersuchung der Empfindungsnerven und der glatten Muskelfasern wird aber nur insoweit eingegangen, als es zur Feststellung etwaiger Unterschiede von den Bewegungsnerven und von den quergestreiften Muskelfasern erforderlich ist. In allen andern Fällen dient der Bewegungsnerv mit dem ihm zugehörigen Muskel als Untersuchungsobject. Die Berechtigung den letztern zu verallgemeinernden Schlüssen zu benützen entnehmen wir aus der im Verlauf dieses Capitels erst näher zu begründenden Uebereinstimmung in den wesentlichen Functionen sämmtlicher Nerven- und Muskelfasern. Man bevorzugt den Bewegungsnerven und quergestreiften Muskel, weil eine Muskelzuckung nicht nur am leichtesten objectiv sich beobachten, sondern auch messen lässt und dadurch allein eine Messung der Reizbarkeit eines Nerven oder Muskels und der Wirksamkeit eines Reizes möglich macht, während es grosse Schwierigkeiten hat, die Intensität einer Empfindung quantitativ zu bestimmen, die Reflexbewegung aber ausser von der Beschaffenheit des zu untersuchenden Nerven oder Reizes auch von dem Zustand des Centralorgans abhängt, in welchem die Reflexübertragung stattfindet.

Zur qualitativen Untersuchung oder nur ungefähren quantitativen Schätzung der Reizbarkeit des Nerven benützt man gewöhnlich den sogenannten stromprüfenden Froschschenkel; es ist dies der Unterschenkel und Fuss des Fro-

sches nebst dem damit zusammenhängenden Hüftnerven. Zu messenden Beobachtungen benützt man dagegen das s. g. Nervmuskelpräparat, d. h. den Wadenmuskel mit anhängendem Hüftnerven; man lässt den Muskel an seiner obern Insertion mit einem Stück Knochen, das man zur Fixation benützt, in Verbindung, unten hingegen befestigt man an der Sehne einen leichten einarmigen Hebel mit einem vorn befestigten Stifte, der die Zuckungen des Muskels vergrössert auf eine berusste Glasplatte oder auf den Cylinder des Kymographions aufschreibt. Zur Untersuchung der Reizbarkeit des Muskels ist wegen des parallelen Verlaufs seiner Fasern der von Kühne zuerst vorgeschlagene musculus sartorius des Frosches am zweckmässigsten; auch von diesem Muskel kann man die Zuckungshöhen in ähnlicher Weise unmittelbar aufzeichnen lassen.

§. 187. Elektrische Reizung der Nerven und Muskeln.

Sowohl der Nerv als der Muskel verhalten sich gegen den elektrischen Strom wesentlich verschieden, je nachdem derselbe als constanter Strom oder in der Form einzelner elektrischer Schläge von sehr kurzer Dauer auf sie einwirkt. Der constante Strom übt seine Hauptwirkung immer bei seinem Entstehen und Verschwinden aus, während des Geschlossenseins der constanten Kette ist ein Effect entweder gar nicht oder in weit schwächerem Grade wahrzunehmen. Ein einzelner elektrischer Schlag erzeugt eine schnell vorübergehende Wirkung. Wenn dagegen die elektrischen Schläge in sehr rascher Folge nach einander kommen, so häufen sich die Einzelwirkungen und setzen sich zu einer continuirlichen Wirkung zusammen. Das allgemeine Gesetz der elektrischen Nerven- und Muskelerregung lautet daher: der continuirlichen Dauer des Stroms entspricht keine continuirliche Reizung, sondern der Strom übt hauptsächlich dann einen Effect auf den Nerven oder Muskel aus, wenn er entsteht, verschwindet oder überhaupt Schwankungen in seiner Intensität erfährt. Eine continuirliche Reizung entsteht daher im Allgemeinen erst dann, wenn die einzelnen als Reize wirkenden Stromesschwankungen mit grosser Geschwindigkeit auf einander folgen. Von den besondern Ausnahmen und Modificationen, die dieses Gesetz erfährt, werden wir noch zu handeln haben.

Um den Nerven oder Muskel mittelst eines constanten Stroms zu erregen, benützt man meistens die Ketten von Grove oder von Daniell. Zugleich ist es hierbei, um den Strom im Nerven oder Muskel möglichst constant zu erhalten, erforderlich, dass man, ähnlich wie bei den thierisch-elektrischen Versuchen (Fig. 64), unpolarisirbare Elektroden an denselben anlegt. Man verbindet also etwa die Drähte der constanten Kette mit Platten von amalgamirtem Zink, bringt auf diese in Zinkvitriollösung getauchte Bäusche und auf die letzteren endlich mit verdünnter Kochsalzlösung durchfeuchtete Thonklötze, die erst unmittelbar mit den thierischen Theilen in Berührung kommen

Für die Anwendung einzelner elektrischer Schläge auf den Nerven oder Muskel ist jetzt die Anwendung der Inductionsapparate allgemein geworden. Man benützt gewöhnlich den Magnetelektromotor nach du Bois-Reymond.

Derselbe besteht aus der primären mit Eisendrähten gefüllten Inductionsspirale I (Fig. 69) und aus der secundären Inductionsspirale II, die auf dem Schlitten S

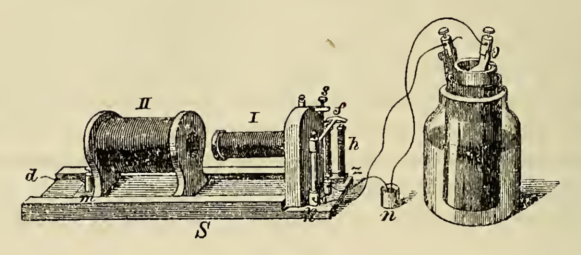


Fig. 69.

gegen die erste verschoben werden kann. Die Enden der secundären Spirale gehen in die Metallklemmen m aus, in welche die zu den thierischen Theilen geleiteten Drähte d eingeschraubt werden können. Der Strom der Kette tritt bei k ein, geht in die Feder f, die in ihrer Mitte ein Platinplättchen trägt, und dann durch eine auf dem letzteren ruhende, an der Schraube s befindliche Platinspitze in die Inductionsrolle I. Nach dem Austritt aus der letzteren geht der Strom durch einen um das hufeisenförmige Eisen h gewundenen Draht und geht bei z wieder zur Kette zurück. Will man sehr schnell auf einander folgende Inductionsschläge benützen, so wird die Schraube s so eingestellt, dass die stählerne Feder f in Schwingungen gerathen kann, wobei sich das auf derselben befindliche Platinplättchen abwechselnd von der Platinspitze entfernt und an sie anlegt, so dass der Strom in der Spirale I abwechselnd unterbrochen und wieder geschlossen wird. Die Feder muss aber bei dieser Einstellung der Platinspitze alsbald nach Schliessung des Stroms in Schwingungen gerathen, weil das Hufeisen h durch den es umkreisenden Strom magnetisch wird und die Feder anzieht. Dadurch wird f von s entfernt, der Strom unterbrochen, und das Hufeisen verliert seinen Magnetismus. Hiermit legt sich aber auch f wieder an s an, der Strom wird geschlossen, das Eisen magnetisch, u. s. f. Bei jedem Entstehen eines Stroms in der Spirale I entsteht nun nach dem Inductionsgesetz ein entgegengesetzt gerichteter in II, bei jedem Verschwinden eines Stroms in I entsteht ein dem verschwindenden gleichgerichteter in II. In beiden Fällen ist der in II entstehende Strom von sehr kurzer, fast momentaner Dauer. Die Stärke dieses Inductionsschlags ist, ausser von der Beschaffenheit der beiden Spiralen, von der Intensität des constanten Stroms der Kette und von der Geschwindigkeit, mit welcher derselbe in der primären Spirale entsteht oder verschwindet, abhängig. Aus diesem Grund ist auch der bei der Schliessung des Stroms entstehende Inductionsschlag beträchtlich schwächer als der bei der Oeffnung des nämlichen Stroms entstehende. Der Strom bedarf nämlich einer gewissen Zeit, bis er in der primären Spirale auf seine constante Höhe angewachsen ist, wird er aber unterbrochen, so verschwindet er auf allen Punkten der Spirale gleichzeitig, sinkt also plötzlich von seiner constanten Höhe auf Null herab. Diese Ungleichheit der Schliessungs- und Oeffnungsschläge wird nahezu vermieden, wenn man an dem Apparat eine solche Vorrichtung anbringt, dass der Strom nie vollkommen in der primären Spirale verschwindet, sondern nur durch abwechselndes Schliessen und Oeffnen einer Nebenschliessung von viel kleinerem Widerstand abwechselnd geschwächt und verstärkt wird. Helmholtz

hat nach diesem Princip den Apparat von du Bois modificirt *). — Will man nicht eine Menge rasch aufeinanderfolgender, sondern nur vereinzelte Inductionsschläge auf die thierischen Theile einwirken lassen, so schraubt man an dem Apparat die Spitze s so tief herab, dass die Feder feststeht und unterbricht einen der Drähte, die von der Kette zur Spirale gehen, durch ein Quecksilbernäpfchen n. Durch Schliessen und Oeffnen des Stroms in diesem Näpfchen lassen sich nun beliebig Schliessungs- und Oeffnungsinductionsschläge erhalten.

Der constante Strom verhält sich in seiner Wirkung verschieden nach der Beschaffenheit der reizbaren thierischen Theile und nach seiner Intensität. Der constante Strom unterscheidet sich in seiner Wirkung auf Bewegungsnerven, Empfindungsnerven und Muskeln. Auf die Bewegungsnerven wirkt der constante Strom im Allgemeinen bloss bei seinem Entstehen und Verschwinden, indem er eine rasch vorübergehende Schliessungs- und Oeffnungszuckung des zugehörigen Muskels bewirkt; während seiner Dauer ist er ohne Wirkung, nur Ströme von einer gewissen mässigen Intensität machen, wie wir unten sehen werden, hiervon eine Ausnahme. Auf die Empfindungsnerven wirkt der constante Strom bei seinem Entstehen und Verschwinden am stärksten, während seines Geschlossenseins erzeugt er eine dauernde Empfindung von geringerer Intensität. Ebenso ist der constante Strom auf die Muskeln bei der Schliessung und Oeffnung von vorwiegender Wirkung, während des Geschlossenseins der Kette bleibt der Muskel in schwächerer dauernder Zusammenziehung. Je mehr die in dem Muskel vorhandenen Nervenenden unwirksam geworden sind, um so weniger erhebt sich die Schliessungs- und Oeffnungszuckung des direct gereizten Muskels über die dauernde Zusammenziehung, und der Muskel allein, bei völliger Lähmung der in ihm enthaltenen Nerven, reagirt auf den constanten Strom nur durch eine constante Zusammenziehung.

Du Bois-Reymond abstrahirte aus den bis dahin über die elektrische Nervenerregung bekannten Thatsachen das Gesetz, dass der Bewegungsnerv nur durch Stromesschwankungen in Erregung versetzt werde, während der Empfindungsnerv zugleich auf die Dauer des Stroms reagire. Pflüger hat durch seine unten zu erwähnenden Beobachtungen über die tetanisirende Wirkung des constanten Stroms gezeigt, dass jenes Gesetz für den Bewegungsnerven nicht ausnahmslos giltig ist. Hinsichtlich des Muskels war man früher allgemein der Meinung, dass er sich vollkommen gleich dem Bewegungsnerven verhalte, also nur Schliessung und Oeffnung des Stroms mit Zuckung beantworte. Dagegen beobachtete ich zuerst, dass der Muskel, so lange der Strom ihn durchfliesst, dauernd contrahirt bleibt; v. Bezold und Fick haben diese Beobachtung bestätigt. Ich fand, dass, wenn man die Thiere mit Curara oder andern Giften, durch welche die Nerven ihre Reizbarkeit verlieren, während die Muskeln irritabel bleiben (s. §. 195), getödtet hat, die Schliessungs- und Oeffnungszuckung verschwinden, während die dauernde Zusammenziehung zurückbleibt. Fick hat dies auf anderem Wege bestätigt. Er versetzte nämlich mittelst eines durch den Nerven gesandten Stromes die im Muskel gelegene Nervenstrecke in Anelektrotonus. Letzterer übt,

*) Du Bois-Reymond, Monatsberichte der Berliner Akademie, Juni 1862.

wenn er eine hinreichende Stärke hat, wie wir später (in §. 193) sehen werden, eine lähmende Wirkung auf den Nerven. Auch Fick sah hierbei die Zuckungen ausbleiben und bloss die dauernde Zusammenziehung fortbestehen. Die letztere, die somit als die dem Muskel eigenthümliche Erregungsweise durch den constanten Strom betrachtet werden muss, ist wohl zu unterscheiden von einer durch rasch aufeinander folgende Reizungen bedingten dauernden Zusammenziehung, einem so genannten Tetanus. Während überall, wo vom Nerven aus Tetanus erzeugt wird, eine discontinuirliche Reizung besteht, liegt kein Grund vor, eine solche bei der dauernden Zusammenziehung des Muskels anzunehmen *).

Die Intensität des auf den Nerven oder Muskel einwirkenden constanten Stromes ist auf die Grösse und Beschaffenheit der Reizung von wesentlichem Einflusse. Dieser Einfluss betrifft 1) den Erfolg der Schliessung und Oeffnung der Kette und 2) den Erfolg des dauernden Geschlossenseins derselben.

Die über den Erfolg der Schliessung und Oeffnung der Kette bekannten Thatsachen pflegt man in ihrer Anwendung auf den Bewegungsnerven und Muskel unter der Bezeichnung des Zuckungsgesetzes zusammenzufassen. Das Zuckungsgesetz für verschiedene Stärke der Ströme besteht darin, dass sich mit der Zunahme der Stromstärke die Reizwirkung der Schliessung und der Oeffnung des Stromes in gesetzmässiger Weise verändert. Dabei ist diese Veränderung zugleich abhängig von der Richtung, welche der Strom im Nerven hat. Man nennt, um diese Richtung kurz zu bezeichnen, einen Strom, welcher von einem centraleren zu einem peripherischeren Nervenquerschnitt gerichtet ist, einen absteigenden Strom, und umgekehrt einen Strom, welcher von einem peripherischeren zu einem centraleren Nervenquerschnitt gerichtet ist, einen aufsteigenden Strom. Beim absteigenden Strom ist also das dem Muskel nähere Nervenstück in Katelektrotonus, das ihm entferntere in Anelektrotonus, beim aufsteigenden Strom ist das dem Muskel nähere Nervenstück in Anelektrotonus, das entferntere in Katelektrotonus. Die Grunderscheinungen des Zuckungsgesetzes für verschiedene Stromstärken bestehen nun darin, dass für jede Stromesrichtung bei den schwächsten und bei den stärksten Strömen nur eine Zuckung vorhanden ist, entweder Schliessungs- oder Oeffnungszuckung, dass beide zusammen nur bei mittelstarken Strömen zu finden sind, dass im Allgemeinen beim starken Strom diejenige Zuckung fehlt, die beim schwachen vorhanden war, und dass endlich die beiden Stromesrichtungen in Bezug auf diesen Ablauf ein entgegengesetztes Verhalten zeigen, indem beim schwachen aufsteigenden Strom ausnahmslos nur Schliessungszuckung, beim starken aufsteigenden Strom nur Oeffnungszuckung beobachtet wird, während der schwache absteigende Strom leichter nur

*) Du Bois-Reymond, Untersuchungen, Bd. 1. Wundt, Lehre von der Muskelbewegung, und Archiv f. Anatomie, 1859. Fick, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritabeln Substanzen, Braunschweig 1863

Oeffnungszuckung, der starke absteigende Strom nur Schliessungszuckung hervortreten lässt; doch ist die Regel für diese letztere Stromesrichtung keine ausnahmslose. Folgendes Schema gibt eine Uebersicht dieser Thatsachen.

	Aufsteigender Strom.		Absteigender Strom.	
Schwacher Strom	Schliessung:	Zuckung	Schliessung:	Zuckung (Ruhe)
	Oeffnung:	Ruhe	Oeffnung:	Ruhe (Zuckung)
Mittelstarker Strom	Schliessung:	Zuckung	Schliessung:	Zuckung
	Oeffnung:	Zuckung	Oeffnung:	Zuckung
Starker Strom	Schliessung:	Ruhe	Schliessung:	Zuckung
	Oeffnung:	Zuckung	Oeffnung:	Ruhe (schwache Zuckung)

Die Zuckungen beider Stromesrichtungen weichen ausserdem in der Geschwindigkeit, mit der sie bei wachsender Stromstärke eintreten, etwas von einander ab. Die gesetzmässige Reihenfolge ist in dieser Beziehung: 1) Schliessungszuckung des aufsteigenden Stroms, 2) Oeffnungs- (oder Schliessungs-)Zuckung des absteigenden Stroms, 3) Schliessungs- (oder Oeffnungs-)Zuckung des absteigenden Stroms, 4) Oeffnungs-Zuckung des aufsteigenden Stroms. Mit weiter wachsender Stromstärke verschwindet zuerst die Schliessungszuckung des aufsteigenden, erst viel später (häufig auch gar nicht) die Oeffnungszuckung des absteigenden Stroms.

Die *Empfindungsnerven* verhalten sich vollkommen wie die Bewegungsnerven. Da aber hier umgekehrt das centrale Nervenende dem die Empfindung pericipirenden Organ näher liegt als das peripherische, so nimmt auch das *Gesetz der elektrischen Empfindungen* einen dem Zuckungsgesetz entgegengesetzten Ausdruck an: bei schwachen Strömen ist eine Schliessungsempfindung, bei starken Strömen eine Oeffnungsempfindung nur beim *absteigenden* Strom vorhanden, während umgekehrt beim *aufsteigenden* Strom die Schliessungsempfindung mit wachsender Stromstärke zunimmt.

Das *Zuckungsgesetz des Muskels* ist vollkommen gleich dem Zuckungsgesetz des Nerven, vorausgesetzt, dass man denselben unter den gleichen Bedingungen untersucht, dass man also den direct erregten von dem die Erregung durch seine Zuckung anzeigenden Theile trennt. Reizung des oberen Theils eines Muskels bewirkt in dem untern Theil desselben bei mittelstarken Strömen Schliessungs- und Oeffnungszuckung, bei starkem aufsteigendem Strom bleibt die Schliessungszuckung, bei starkem absteigendem Strom die Oeffnungszuckung aus. Anders verhält sich der Muskel, wenn er in seiner ganzen Länge in den Stromeskreis eingeschaltet wird: hier ist ausnahmslos bei schwachen und starken Strömen *beider* Richtungen die Schliessungszuckung die vor-

wiegende, erst bei stärkeren Strömen tritt zu ihr die Oeffnungszuckung, letztere beim absteigenden Strom früher als beim aufsteigenden. Je mehr die Nerven im Muskel ausser Function treten, um so mehr überwiegt die Schliessungs- über die Oeffnungszuckung, und um so weniger ist ein Unterschied bemerkbar zwischen der bei der Schliessung eintretenden und der während des dauernden Geschlossenseins der Kette vorhandenen Zusammenziehung, bis endlich, wenn die Nerven völlig ausser Function gesetzt sind, bloss noch die dauernde Zusammenziehung übrig bleibt.

Zuerst hat Heidenhain und dann unabhängig von ihm Pflüger den Nachweis geliefert, dass das Zuckungsgesetz am frischen Nerven sich rein als Function der Stromstärke darstellen lässt. Ueber das Gesetz für den absteigenden Strom bestehen jedoch zwischen diesen und andern Beobachtern noch einige Differenzen. Nach Pflüger ist das im obigen Schema angegebene Verhalten das normale, das in Klammer beigefügte eine Ausnahme. Nach Heidenhain, mit dem die älteren Versuche von Ritter und theilweise von Nobili, sowie meine eigenen übereinstimmen, verhält sich die Sache umgekehrt. Nach meinen Beobachtungen erklärt sich diese Differenz daraus, dass das Zuckungsgesetz nicht bloss eine Function der Stromstärke, sondern, wie wir unten sehen werden, gleichzeitig eine Function der Veränderung der Erregbarkeit nach dem Tode ist, und erhält man den von Pflüger bei schwachen Strömen beobachteten Erfolg regelmässig, wenn die Erregbarkeit schon etwas gesunken ist. Uebrigens sind diese Differenzen der Beobachtung, wie sich zeigen wird, für die Theorie der Erscheinungen nicht von wesentlichem Belang.

Zur Untersuchung des Zuckungsgesetzes bedient man sich folgender Vorrichtung, die eine Abstufung des constanten Stromes in ziemlich weiten Grenzen,

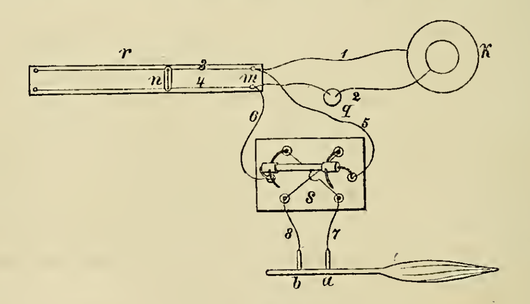


Fig. 70.

sowie einen beliebigen Wechsel der Stromesrichtung im Nerven möglich macht. Die constante Kette k ist durch die Drähte 1 und 2 mit dem Rheochord r verbunden, 2 ist durch das Quecksilbernäpfchen q unterbrochen. Der Rheochord besteht aus zwei gespannten Platindrähten 3 und 4, deren jeder ein verschiebbares Quecksilbernäpfchen n durchbohrt, welches die beiden Drähte in leitende Verbindung bringt. Die Platindrähte sind bei m durch Metallklemmen sowohl mit den Drähten 1 und 2 als mit den Drähten 5 und 6 verbunden. Die Drähte 5 und 6 endlich stehen durch den Stromwender g mit den Drähten 7 und 8 in solcher Verbindung, dass je nach der Stellung des Stromwenders entweder (wie in der Fig.) 6 mit 7 und 5 mit 8 oder umgekehrt 6 mit 8 und 5 mit 7 verbunden ist; im einen Fall geht der Strom im Nerven aufsteigend, von a nach b, im andern

Fall absteigend, von b nach a. Die Intensität des Stromes im Nerven ist um so grösser, je weiter das Näpfchen n von m entfernt ist. Da nämlich der Rheochord als Nebenschliessung zu dem den Nerven enthaltenden Stromeskreis (1, 5, 7, 8, 6, 2) eingeschaltet ist. so muss die Intensität im letzteren um so grösser sein, je geringer die Intensität des Stromes in der Nebenschliessung ist: in dieser nimmt sie ab mit der eingeschalteten Drahtlänge, d. h. mit der Grösse des eingeschalteten Widerstandes: bei m theilt sich der Strom, je weniger von ihm durch 3 und 4 kann, um so mehr muss durch 5, 6 u. s. w. gehen. Der Versuch wird nun so angestellt, dass man, während bei q geöffnet ist, zuerst die Näpfchen n ganz nahe an m heranschiebt. Hierauf schliesst man den Strom in dem Quecksilbernäpfchen q und öffnet kurz darauf wieder, dies wird nach Umlegen des Stromwenders für die andere Stromesrichtung wiederholt; allmälig schiebt man dann n in immer grössere Entfernung, indem man jedesmal die Schliessungen und Oeffnungen für die zwei Stromesrichtungen ausführt. Die Drähte 7 und 8 dürfen bei diesen Versuchen nicht direct, sondern erst mittelst unpolarisirbarer Elektroden an den Nerven angelegt werden.

Das Gesetz der elektrischen Empfindungen ist von Pflüger festgestellt worden. Das Zuckungsgesetz des Muskels wurde zuerst von Heidenhain für den ganzen vom Strom durchflossenen Muskel ausgesprochen Ich fand dasselbe bestätigt, beobachtete aber zugleich, dass, wenn man die Muskeln Coniindämpfen aussetzt, wodurch die in ihnen enthaltenen Nerven allmälig abgetödtet werden, die bei der Schliessung und Oeffnung vorhandenen Zuckungen immer mehr schwinden und zuletzt nur noch die dauernde Contraction während des Geschlossenseins der Kette übrig ist. Dasselbe Resultat erhielt Fick, als er die Nerven durch einen starken aufsteigenden Strom ausser Function setzte. Zwar hatte schon Heidenhain, um das Zuckungsgesetz des Nerven zu eliminiren, die Thiere zuvor mit Curare vergiftet, es scheint jedoch, dass hierbei die Wirksamkeit der Nerven nicht völlig beseitigt war. Mit Recht bemerkt v. Bezold, dass alle diese Beobachtungen über das so genannte Muskelzuckungsgesetz nicht mit dem Zuckungsgesetz der Nerven vergleichbar seien, so lange nicht die gereizte Stelle verschieden ist von derjenigen, welche die Zuckung anzeigt. v. Bezold befestigte daher den obern Theil des Sartorius mittelst der Elektroden des constanten Stromes so auf einer Korkrinne, dass die Formänderungen dieses unmittelbar gereizten Theils sich dem untern, der seine Zuckungen aufzeichnete, nicht mittheilen konnten. Die Thiere waren zuvor mit Curare vergiftet Es stellte sich so eine vollkommene Uebereinstimmung mit dem Zuckungsgesetz des Nerven heraus *).

Die Intensität des constanten Stroms ist bei Bewegungs-, Empfindungsnerven und Muskeln ausser für den Erfolg der Schliessung und Oeffnung auch für den Erfolg des Geschlossenseins der Kette von wesentlichem Einflusse. Bei den Empfindungsnerven und Muskeln macht

*) Heidenhain, Archiv f. physiol. Heilkunde, n. F. Bd. 1. Wundt, ebend. Bd. 2. Pflüger, Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus, Berlin 1859, und de sensu electrico, Bonn 1860. v. Bezold, Untersuchungen über die elektrische Erregung der Nerven und Muskeln, Leipzig 1861. Vgl. ausserdem die Geschichte des Zuckungsgesetzes bei du Bois-Reymond, Bd. 1.

sich dieser Einfluss nur darin geltend, dass dort die während der Schliessung andauernde Empfindung, hier die andauernde Zusammenziehung mit der Intensität des Stromes zunimmt; bei den Bewegungsnerven aber sind die schwächsten und die stärksten Ströme von gar keinem Effect begleitet, während Ströme von mittlerer mässiger Intensität eine Reihe einzelner Zuckungen oder eine aus solchen zusammengesetzte tetanische Contraction zur Folge haben.

Die tetanisirende Wirkung des constanten Stroms auf die Bewegungsnerven hatten früher schon du Bois-Reymond, Eckhard u. A. beobachtet, aber entweder als Zeichen einer zerstörenden Elektrolyse, wie sie durch sehr starke Ströme hervorgebracht werden kann, oder einer nicht völligen Constanz des Stromes betrachtet. Pflüger wies dagegen nach, dass es gerade sehr mässige Ströme (ungefähr von der Stärke des Muskelstroms) sind, welche tetanisch wirken, und dass diese Wirkung eintritt, wenn man sich auch vollkommen gegen die Inconstanz der Ströme gesichert hat *).

Ein einzelner elektrischer Schlag hat, wie im Eingang dieses §. hervorgehoben wurde, auf den Nerven und Muskel im Allgemeinen eine sehr rasch vorübergehende Wirkung. Nur bei gesteigerter Erregbarkeit kann hievon eine Ausnahme eintreten, indem dann schon ein elektrischer Schlag von mässiger Intensität eine länger anhaltende Wirkung hervorruft. Die Grösse der Wirkung, die ein einzelner elektrischer Schlag erzielt, ist aber nicht bloss, wie die Wirkung des constanten Stroms, abhängig von der Intensität, bis zu welcher, sondern auch von der Geschwindigkeit, mit welcher der rasch vorübergehende Strom ansteigt, indem die Wirkung des Stromstosses sowohl mit seiner Intensität als mit seiner Geschwindigkeit zunimmt. Macht man die Dauer des Stromes verschwindend klein, so ist die Grösse der Erregung nur noch von der Intensität des Stromstosses abhängig. Diese Abhängigkeit ist, wie Fick ermittelt hat, folgende: die Erregung beginnt bei einer bestimmten Stromstärke und wächst dann proportional der weiteren Zunahme der Stromstärke bis zu einer Maximalgrenze, von welcher an sie constant bleibt.

Bei dem constanten Strom kommt für den physiologischen Effect nur die Intensität und nicht die Geschwindigkeit des Ansteigens in Betracht, weil die letztere in der Leitung des constanten Stroms verschwindend klein, also beim Schliessen der Strom so gut wie momentan in der ganzen Leitung vorhanden ist. Bis dagegen der Strom in dem Draht einer Inductionsrolle bis zu seiner vollen Grösse gekommen ist, dazu bedarf es einer gewissen Zeit. Für die Einwirkung des Stromes auf den Nerven oder Muskel gilt also das nämliche Gesetz wie für die Einwirkung des in einer ersten Inductionsrolle entstehenden Stromes auf eine zweite, secundäre Inductionsrolle: die Nervenerregung ist der Inductionswirkung analog. Man kann diese Analogie auch mittelst constanter Ströme nachweisen. Bringt man nämlich einen Nerven oder Muskel sehr allmälig in die constante Kette, indem man etwa in Fig. 71 die Näpfchen n des Rheochords ganz langsam von m entfernt, so kann man den constanten Strom bis zu einer sehr beträcht-

**) Pflüger, Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus.

lichen Grösse anwachsen lassen, ohne dass eine Zuckung entsteht. Der Nerv verhält sich in diesem Fall ähnlich wie eine secundäre Spirale, die man ganz allmälig einer primären Spirale, durch welche ein constanter Strom geschlossen ist, annähert, wo auch keine Inductionswirkung erfolgt, während eine solche auftritt, sobald man sehr rasch die secundäre der primären Spirale nahe bringt. Durch die Fig. 71 wird ein ähnliches Beispiel näher erläutert. Denken wir uns, ein constanter Strom werde ziemlich allmälig verstärkt, so dass sein Ansteigen durch die Linie ab ausgedrückt ist, er werde aber, nachdem er einige Zeit angedauert hat, plötzlich unterbrochen, so dass sein Aufhören durch die steil herabfallende Linie cd versinnlicht wird: es tritt dann im Nerven eine sehr schwache Schliessungszuckung s und eine stärkere Oeffnungszuckung e ein. Dies ist nun im Wesentlichen der nämliche Fall, der immer in Bezug auf Schliessungs- und Oeffnungswirkung zwischen einer primären und einer secundären Inductionsspirale besteht. In jeder Spirale wächst ein Strom, der durch sie geschlossen wird, allmälig, während er beim Unterbrechen plötzlich verschwindet: dort entsteht eine Inductionswirkung von der Grösse s, hier eine solche von der Grösse e, und in beiden Fällen entspricht dann die durch Reizung des Nerven erregte Zuckung genau dieser Inductionswirkung *).

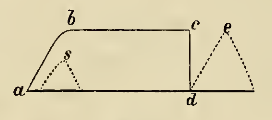


Fig. 71.

Mit den allgemeinen Gesetzen der Inductionswirkung hängen die so genannten unipolaren Inductionswirkungen zusammen. Wenn in der primären Spirale einer Inductionsvorrichtung mit grosser Geschwindigkeit ein Strom entsteht oder verschwindet, so macht die in der secundären Spirale eintretende elektrische Vertheilung nicht bloss erst dann sich geltend, wenn die beiden Enden der Spirale leitend verbunden sind, sondern schon, wenn bloss ein Ende derselben ableitend berührt wird. Man kann daher aus sehr starken Inductionsvorrichtungen auf diese Weise Funken ziehen wie aus einer Elektrisirmaschine, und ein reizbarer Nerv oder Muskel reagirt auf diese Wirkung schon, wenn sie verhältnissmässig ziemlich schwach ist, so dass die unipolaren Inductionszuckungen selbst zu den empfindlichsten Prüfungsmitteln für unipolare Wirkungen gehören. Diese unipolaren Zuckungen treten vorwiegend bei Oeffnungsinductionsschlägen ein, bei Schliessungsinductionsschlägen fehlen sie gewöhnlich wegen des langsameren Ansteigens, namentlich wenn die primäre Spirale aus vielen dicht gedrängten Windungen besteht, die, indem sie auf einander inducirend wirken und dadurch einen dem primären entgegengesetzten Strom erzeugen, das Ansteigen des Stroms in der Spirale verlangsamen. Das Eintreten der unipolaren Zuckungen wird begünstigt durch ableitendes Berühren des Nerven oder Muskels und des andern Endes der Spirale. Man vermeidet daher diese Zuckungen durch vorsichtiges Isoliren der thierischen Theile. Doch hilft dies nur, so lange die unipolare Wirkung nicht sehr bedeutend ist. Die unipolaren Inductionszuckungen sind in allen Fällen störend, wo es sich um eine genaue Beschränkung und Abmessung der Reize handelt, denn sobald eine unipolare Wirkung auftritt, ist natürlich die Reizung

*) Du Bois-Reymond, Untersuchungen Bd. 1. Helmholtz, Poggendorff's Annalen, Bd. 83. Du Bois-Reymond, Berliner Monatsberichte, 1862. Fick, Untersuchungen über elektrische Nervenreizung, Braunschweig 1864.

nicht mehr auf die zwischen die Elektroden der Inductionsspirale eingeschlossene Nervenstrecke beschränkt, und sie ist in ihrer Intensität nicht bloss von der Grösse der Inductionswirkung, sondern auch von der Grösse der Ableitung abhängig *).

§. 188. Mechanische Reizung.

Die Wirkung der mechanischen Reizung ist, ähnlich der elektrischen Reizung, abhängig von der Intensität des Reizes und von der Geschwindigkeit, mit welcher derselbe einwirkt. Ein auf den Nerven oder Muskel ausgeübter Druck kann, wenn er sehr allmälig sich steigert, bis zur völligen Zermalmung des Gewebes gehen, ohne dass Zuckung entsteht. Ein auf den Bewegungsnerven rasch einwirkender einmaliger mechanischer Reiz bewirkt gewöhnlich eine einmalige Zuckung. Nur bei sehr erhöhter Reizbarkeit kann es vorkommen, dass ein solcher Reiz einen länger dauernden Tetanus zur Folge hat. Folgen dagegen die eine Nervenstelle treffenden mechanischen Reize sehr rasch auf einander, so tritt regelmässig eine tetanische Zusammenziehung ein.

Einen Tetanus durch schnell auf einander folgende mechanische Reize erzeugt man mittelst des Heidenhain'schen mechanischen Tetanomotors. An diesem Instrument wird, ähnlich wie an dem du Bois'schen Magnetelektromotor, ein Hämmerchen in Bewegung gesetzt, das, indem es abwechselnd einen Strom schliesst und öffnet, durch Magnetisiren und Entmagnetisiren eines Eisenstäbchens seine eigene Bewegung unterhält. Das Hämmerchen besteht aus Elfenbein und fällt auf den auf einem metallenen Ambos liegenden Nerven. Man kann auf diese Weise einen gleichmässigen Tetanus von etwa 2 Minuten Dauer erzielen, nach deren Ablauf der Nerv durch die Misshandlung an der betreffenden Stelle seine Reizbarkeit verloren hat **).

Die Wirkung mechanischer Reize auf den Muskel unterscheidet sich dadurch, dass sie nicht bloss eine von der durch den Reiz getroffenen Stelle aus sich fortpflanzende Zuckung, sondern ausserdem eine dauernde Contraction der durch den Reiz getroffenen Stelle selbst erzeugt. Die letztere entsteht ziemlich langsam und gleicht nur allmälig wieder sich aus. Die Muskeln zeigen gewöhnlich noch längere Zeit nach dem Tode diese Contraction, die von ihrem Entdecker Schiff als „idiomuskuläre Contraction" bezeichnet wurde, die Dauer dieser Contraction ist an absterbenden Muskeln immer beträchtlich verlängert.

Man erzeugt die idiomuskuläre Contraction am besten, indem man mit einem Messerrücken quer über den Muskel hinstreicht, rechtwinkelig zu seinem Faserverlauf. Es tritt dann zunächst eine über den ganzen Muskel sich verbreitende

---

*) Du Bois-Reymond, a. a. O.

**) Heidenhain, physiologische Studien, Berlin 1856, und Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre, Bd. 4.

Zuckung auf, nach deren Ablauf die direct gereizte Stelle in Form eines Querwulstes sich erhebt, der längere Zeit stehen bleibt. Man kann auch am Muskel des lebenden Menschen die Contraction hervorrufen, wenn man mit einer stumpfen Kante auf denselben senkrecht zum Faserverlauf schlägt. Schiff hat die Bezeichnung „idiomuskuläre Contraction" gewählt, weil er jede andere über die getroffene Stelle sich hinausverbreitende als eine neuromuskuläre, d. h. vom Nerven aus erzeugte, betrachtet wissen wollte. Dies ist, wie wir später sehen werden, ungerechtfertigt. Ebenso wenig darf man in dieser Wulstbildung bei mechanischer Reizung etwas eigenthümliches sehen, wofür sich bei den andern Formen der Reizung keine Analogie fände. So ist z. B. die dauernde Zusammenziehung der in einen constanten Strom eingeschalteten Muskelstrecke eine ganz dem entsprechende Erscheinung *).

§. 189. Thermische Reizung.

Der rasche Uebergang zu hohen oder niedrigen Temperaturen wirkt zuckungerregend auf Nerv und Muskel. Für den Froschnerven liegen die Grenzen der zuckungerregenden Wirkung nach Eckhard einerseits bei 45 bis 60° R., anderseits bei — 4° R. Zuweilen tritt statt einer einzelnen Zuckung, namentlich bei den höheren Temperaturgraden, ein länger dauernder Tetanus ein. Immer verliert der Nerv bei diesen zuckungerregenden Temperaturgraden sehr rasch seine Erregbarkeit. Bei etwas bedeutenderer Temperaturveränderung, z. B. bei Erwärmung über 60° R., stirbt der Nerv sogar momentan ab.

Das Gesetz der thermischen Reizung ist von Eckhard so formulirt worden: jede Temperatur, welche den Nerven momentan abtödtet, wirkt zuckungerregend. Desshalb nahm auch Eckhard an, dass nicht die Grösse und Geschwindigkeit der Temperaturschwankung, sondern nur die absolute Temperatur, bis zu welcher der Nerv erwärmt oder erkältet werde, von Einfluss sei; hiernach würde sich die thermische Reizung wesentlich verschieden von der elektrischen verhalten. Doch wiederspricht dem, dass, wie namentlich Harless hervorgehoben hat, die zuckungerregenden Temperaturen keineswegs schon tödtlich wirken, wenn man nicht über eine gewisse Grenze geht, und dass auch die Geschwindigkeit, mit der die Temperaturveränderung geschieht, von sichtlichem Einflusse ist, indem auf sehr langsames Erkälten oder Erwärmen des Nerven die Zuckung ausbleibt. Eine Analogie mit dem Gesetz der elektrischen Reizung lässt sich demnach auch hier nicht verkennen **).

---

*) Schiff, Lehrbuch der Physiologie, Bd. 1, und Moleschott's Untersuchungen, Bd. 1. L. Auerbach, Abhandlungen der schlesischen Gesellschaft, 1861.

**) Eckhard, Zeitschrift für rat. Med., Bd. 10. Harless, ebendas. 3. R. Bd. 8.

§. 190. Chemische Reizung.

Eine grosse Zahl chemischer Stoffe wirkt durch die chemische Veränderung, die sie am Nerven oder Muskel erzeugt, zuckungerregend. Allgemeines Gesetz der chemischen Reizung ist, dass die Mischungsänderung, welche der chemische Stoff bewirkt, mit einer gewissen Geschwindigkeit vor sich gehen muss, während die bedeutendsten chemischen Eingriffe, wenn sie nur sehr allmälig erfolgen, vorübergehen ohne als Reize zu wirken. Ausnahmslos wird durch die Mischungsänderung, welche die chemischen Reize hervorrufen, die Lebensfähigkeit des Nerven oder Muskels beeinträchtigt, und er wird an der vom Reiz getroffenen Stelle nach kürzerer oder längerer Zeit, zuweilen fast momentan abgetödtet.

Unter den als Reize wirkenden Stoffen sind vorzüglich zu nennen: die fixen Alkalien, die Mineralsäuren, Essigsäure, Oxalsäure, Weinsäure, Milchsäure, Alkohol, Aether, Kreosot, die neutralen Alkalisalze (wie Kochsalz, schwefel- und kohlensaure Alkalien u. s. w.), die schweren Metallsalze in hohen Concentrationsgraden, endlich gewisse indifferente Stoffe in concentrirten Lösungen, wie Zucker, Harnstoff, Glycerin. Viele dieser Stoffe wirken durch die Wasserentziehung, wie die zuletzt genannten Substanzen und die Alkalisalze, vielleicht auch manche schwere Metallsalze. Die so erzeugten Zuckungen sind ganz ähnlich denjenigen, die man erhält, wenn der Nerv an der Luft rasch eintrocknet: meistens wiederholen sich die Zuckungen oft nach einander oder setzen sich sogar zu einem Tetanus zusammen; durch Wasserzufuhr kann dieser Tetanus unterbrochen werden, und oft bleiben dann die thierischen Theile noch erregbar. Dagegen wirken die Alkalien, Säuren und die meisten schweren Metallsalze offenbar durch eine tiefer greifende chemische Alteration als Reize: hier bleiben daher auch in den meisten Fällen die thierischen Theile für immer unerregbar zurück, indem sie entweder momentan oder in sehr kurzer Zeit absterben. Ein wesentlicher Unterschied in Bezug auf die Fähigkeit durch chemische Reize erregt zu werden existirt nicht zwischen Nerv und Muskel. Es ist kein Nervenreiz aufgefunden, der nicht auch unter Umständen auf die Muskelsubstanz direct zu wirken vermöchte, und umgekehrt; nur in den Concentrationsgraden, in welchen der eine oder andere Reiz hier oder dort wirksam ist, existiren einige Differenzen. Hierdurch, sowie durch die Inconstanz der chemischen Reizwirkung überhaupt scheinen alle Widersprüche bedingt zu sein, die sich in dieser Beziehung zwischen einzelnen Beobachtern finden.

Eckhard glaubte für die chemische Reizung dasselbe Gesetz aussprechen zu dürfen, welches er für die thermische aufgestellt hatte: dass nämlich nur solche Stoffe zuckungerregend wirken, welche den momentanen Tod des Nerven

herbeiführen. Dieser Satz gilt aber nicht einmal für die sehr zerstörenden Reize, wie die Alkalien und Mineralsäuren, und noch weniger für die durch blosse Wasserentziehung wirkenden, wie die Salze und indifferenten Stoffe. Es ist vielmehr offenbar auch für die chemische Reizung das ähnliche Gesetz wie für die elektrische gültig, dass die Moleculaländerung, die der Nerv erfährt, mit einer gewissen Geschwindigkeit vor sich gehen muss. Die Reizwirkung der schweren Metallsalze, die, wie ich gemeinsam mit Schelske fand, bei manchen sehr bedeutend ist, war früher übersehen worden, weil sie gewöhnlich erst ziemlich spät eintritt. Das destillirte Wasser wirkt nach v. Wittich, wenn man es in die Gefässe injicirt, zuckungerregend. Die feinsten Nervenzweige und die Muskeln selbst scheinen also durch das Wasser leichter erregt zu werden als die Nervenstämme, von denen man durch Wasser nur selten Zuckungen erhält. Auffallend unterscheidet sich das Ammoniak von den fixen Alkalien, da die letzteren zu den sichersten Reizmitteln gehören, während das Ammoniak nur sehr selten als Reiz wirkt. Kühne hatte früher angegeben, das Ammoniak wirke nur direct auf den Muskel, nicht aber vom Nerven aus, und ähnliche Unterschiede hatte er in Bezug auf einige andere Stoffe, wie das Glycerin, das Kreosot, aufzufinden geglaubt. Andere Beobachter widersprachen diesen Behauptungen, die ihr Urheber selbst später wieder zurücknahm *).

§. 191. Zeitlicher Verlauf der Reizungsvorgänge in den Nerven und Muskeln.

Bei der Untersuchung des zeitlichen Verlaufs der Reizungsvorgänge handelt es sich 1) um die Bestimmung des Verlaufs, welchen die Erregung theils in der unmittelbar gereizten Stelle selbst theils in dem Endorgan, mit welchem der Nerv zusammenhängt (dem centralen Empfindungsorgan oder dem Muskel), nimmt, und 2) um die Messung der Zeitdauer, welche die Erregung braucht, um von der gereizten Stelle sich zu einer andern fortzupflanzen.

Der Verlauf der Erregung ist abhängig von der Beschaffenheit des einwirkenden Reizes. Ein momentaner Reiz bewirkt nicht eine momentane Erregung, sondern eine Erregung von einer gewissen Dauer, welche zuerst zu einem Maximum ansteigt und dann wieder auf Null zurücksinkt. Dieser Verlauf der Erregung ist im Wesentlichen der nämliche, ob er unmittelbar an dem gereizten Theil selbst, z. B. an dem direct gereizten Muskel, oder an einem mit dem gereizten Theil zusammenhängenden Organ, z. B. an dem zu dem gereizten Bewegungsnerven gehörenden Muskel, beobachtet wird. Bis jetzt ist überhaupt auf den Verlauf der Erregung meist nur aus dem Verlauf der Muskelzusammenziehung geschlossen worden. Lässt man einen Bewegungsnerven oder Muskel von einem momentanen elektrischen Schlag (z. B. einem Oeffnungsinductions-

*) Eckhard, Zeitschr. f. rat. Med., n. F. Bd. 1. Kühne, Archiv f. Anatomie und Physiologie, 1859 u. 60. Schelske, Verh. des naturhistorischen Vereins zu Heidelberg, 1859. von Wittich, experimenta quaedam ad Halleri doctrinam etc., Königsberg 1857.

schlag) durchfahren, so beginnt die Contraction des Muskels in einer verschwindend kurzen Zeit auf allen Punkten des Muskels gleichzeitig. Dabei geht aus dem in Fig. 72 dargestellten Verlauf der Zusam-

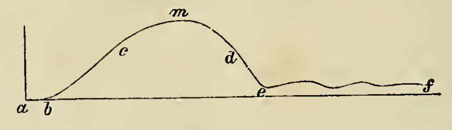


Fig. 72.

menziehung hervor, dass es zunächst eine gewisse Zeit braucht, bis die Reizung im Nerven überhaupt beginnt, dass hierauf der Reizungsvorgang anfangs mit zunehmender und später mit abnehmender Geschwindigkeit bis zu seinem Maximum ansteigt, und dann zuerst mit zunehmender und später mit abnehmender Geschwindigkeit wieder verschwindet. Die Curve der Contraction des Muskels beginnt daher nach einem kurzen Stadium der latenten Reizung (ab) mit einem gegen die Abscissenaxe schwach convexen Theil (bc), wird dann gegen ihr Maximum hin und über dieses hinaus concav (cd) und endigt mit einem wieder etwas convexen Abschnitt (de), an den einige von der Elasticität der Muskelsubstanz herrührende Längenschwingungen ef sich anschliessen. Man bezeichnet den Theil bm der Zuckungscurve als das Stadium der steigenden Energie, den Theil me als das Stadium der sinkenden Energie. Das Stadium der latenten Reizung dauert, wenn der ganze sich contrahirende Muskel selbst von dem momentanen Reiz getroffen wird, ungefähr $^1/_{100}$ Sec. Das Stadium der steigenden Energie beträgt 0,03—0,04 Sec., das Stadium der sinkenden Energie ist etwas kürzer, doch hört bei e die Verkürzung noch nicht völlig auf, sondern es nähert sich von hier an die Curve nur sehr allmälig der Abscissenaxe.

Ein dauernder Reiz entsteht, wie wir gesehen haben, im Nerven sowohl wie im Muskel, wenn eine grosse Anzahl momentaner Reize sehr schnell auf einander folgen. Hier besteht also der Verlauf in raschem Ansteigen und nachher constantem Andauern der Reizung. Dabei ist aber die Grösse der Zusammenziehung bei rascher Aufeinanderfolge einer Anzahl von Reizen beträchtlicher als die durch einen einzigen Reiz von derselben Stärke bewirkte Zuckungshöhe: die Zuckungen summiren sich also nicht bloss in Bezug auf die Dauer, sondern auch in Bezug auf die Grösse der Zusammenziehung. So können zwei rasch auf einander folgende Reize leicht eine Zuckung bewirken, die doppelt so gross ist als diejenige Zuckung, die ein einziger Reiz bewirkt.

Die durch das Entstehen oder Verschwinden eines constanten Stromes im Nerven erzeugten Zuckungen gleichen vollständig den durch andere momentane Reize hervorgerufenen, wo nicht eine tetanisirende Wirkung des Stromes in Betracht kommt. Dagegen nimmt, entsprechend

den früher hinsichtlich der directen Muskelreizung festgestellten Gesetzen, die Muskelzusammenziehung beim Einschalten des Muskels in den constanten Strom den in Fig. 73 gezeichneten Verlauf, in welchem bei s



Fig. 73.

die Schliessung, bei o die Oeffnung des constanten Stromes gelegen ist.

Die Contractionen der glatten Muskeln gleichen in ihrem Verlauf vollständig denjenigen der quergestreiften. Nur sind bei ihnen die Stadien der Zusammenziehung, die sich bei den quergestreiften Fasern höchstens nach Hunderttheilen einer Secunde messen, zu Minuten ausgedehnt.

Den Verlauf der Muskelzusammenziehung nach einem momentanen Reiz hat Helmholtz ermittelt, indem er den Muskel seine eigene Zuckung auf einen mit grosser und gleichförmiger Geschwindigkeit sich bewegenden Cylinder aufzeichnen liess. An dem sonst zu graphischen Versuchen gebrauchten Kymographion (Fig. 46) ist für diesen Zweck die Umdrehungsgeschwindigkeit zu langsam. Helmholtz hat daher einen besonderen Apparat, das Myographion, construirt, dessen Umdrehungsgeschwindigkeit nicht nur viel bedeutender, sondern an welchem auch eine Vorrichtung zur Bestimmung der Dauer der latenten Reizung angebracht ist. Die Fig. 74 gibt eine Darstellung dieses Apparats. Es besteht derselbe 1) aus den Theilen, die den Muskel befestigen und seine Zuckung auf den rotirenden Cylinder übertragen, 2) aus dem rotirenden Cylinder und dem denselben bewegenden Uhrwerk und 3) aus den Vorrichtungen, die zur rechtzeitigen Auslösung des den Nerven treffenden Reizes dienen. Der Muskel ist an seinem obern Ansatzpunkt an einem Haken befestigt und hängt in der Glasglocke G eingeschlossen, deren Innenraum durch den feuchten Schwamm W den Nerven vor Eintrocknung schützt. Durch die Schraube s kann der Muskel höher oder tiefer gestellt werden. Vermittelst einiger Verbindungshaken hängt an der Sehne des Muskels der Hebel H, der vorn und hinten zwischen Spitzen drehbar ist, und der zwischen seinen vordern Spitzen die Stange p trägt, an welche der Zeichnenstift i angeschraubt ist. Dieser wird durch den über die Rolle t laufenden Faden w, der an dem festzuschraubenden drehbaren Stab o befestigt ist, zurückgezogen oder vorgelassen. Die Spitze i zeichnet auf den berussten Glascylinder C, der durch das mit einem Laufgewicht P versehene Uhrwerk u in rasche Umdrehung versetzt wird; der Schlüssel L dient zum Aufziehen des Uhrwerks. Mit C verbunden ist die Trommel T, an der sich in Oel laufende Flügel befinden, um bei Eintritt einer gewissen Umdrehungsgeschwindigkeit diese auf kurze Zeit gleichmässig zu erhalten. Ausserdem ist ein Zählwerk mit dem Uhrwerk verbunden, um die Zahl der Umdrehungen des Cylinders während einer gewissen Zeit zu bestimmen; N ist eine Wasserwaage zur Horizontalstellung des ganzen Apparats. Eines der Räder des Uhrwerks trägt eine nach unten gehende drehbare Axe Z, diese ist mit beweglichen Stangen verbunden, welche unten die Centrifugalkugeln kk tragen. Die Stangen mit diesen Ku-

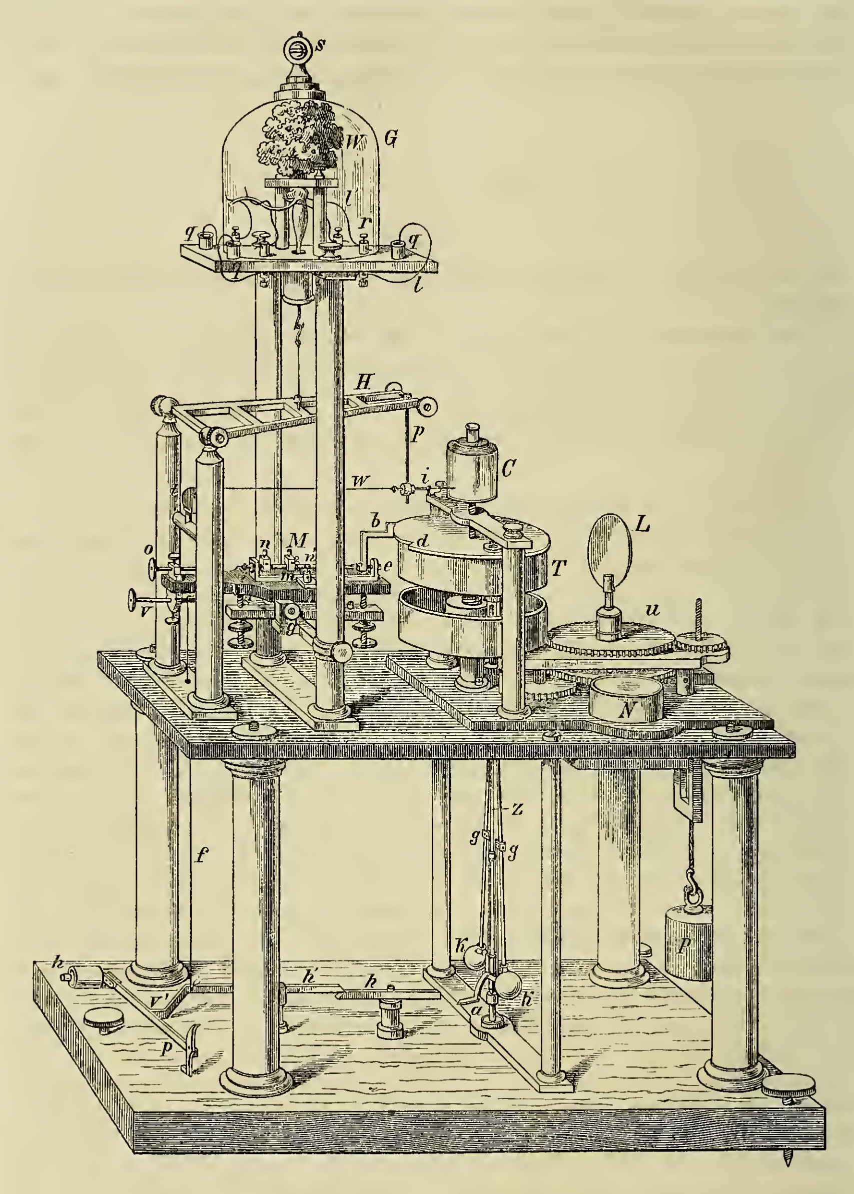


Fig. 74.

geln treten um so weiter von der Axe Z ab, je grösser die Geschwindigkeit wird. Haben sie einen gewissen Abstand erreicht, so heben sie zugleich die Schienen g g in die Höhe, welche durch ein zweites Stangenpaar, das zwischen Z und und den Centrifugalstangen liegt, mit dem Ansatzstück a verbunden sind und dieses gleichfalls in die Höhe ziehen. Die Vorrichtungen zur rechtzeitigen Auslösung des reizenden Inductionsschlags bestehen aus der Wippe M und aus der durch den Faden f mit dieser in Verbindung stehenden Hebelverbindung hh′ nebst

dem Fallapparat p. Die Wippe M ist von vorn nach hinten drehbar um die Axe g. Sie selbst trägt eine in darauf senkrechter Richtung drehbare Metallstange e, die vorn ein Ansatzstück b, in ihrer Mitte eine Drahtklemme m und an ihrem andern Ende eine weitere Klemme n trägt. m gegenüber liegt ein Platinplättchen mit einer Drahtklemme n'. In m befindet sich ein dicker Platindraht, der auf diesem durch eine isolirende Unterlage von den übrigen Metalltheilen der Wippe getrennten Plättchen aufruht. Die Klemmen n und n' sind durch (hier nicht gezeichnete) Drähte in die Schliessung der primären Rolle eines Inductionsapparates eingeschaltet. Die Enden der secundären Rolle dieses Apparates stehen mit zwei von den den Muskel umgebenden Quecksilbernäpfchen q in Verbindung. Jeder dieser Näpfe ist durch einen Draht l mit einer Klemme r und diese durch einen Draht l' mit dem Nerven verbunden. Es befinden sich an dem Apparat vier solcher Verbindungen, damit abwechselnd zwei verschiedene Strecken des Nerven gereizt werden können, wie dies namentlich für die Versuche über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung (§. 192) erforderlich ist. Der Versuch wird nun folgendermassen ausgeführt. Man dreht zuerst die Trommel T langsam herum, so dass der an ihr befindliche Daumen d die Wippe be umwirft. Dadurch hebt sich der Platindraht m von dem Plättchen, auf dem er ruht, die Leitung der primären Inductionsspirale wird unterbrochen, der Nerv erhält einen Oeffnungsinductionsschlag, und der Muskel zeichnet einen geraden verticalen Strich auf den Cylinder. Hierauf stellt man die Hebelverbindung hh' so ein, dass h auf dem Stück a und h' auf h aufruht, es wird dadurch der Faden f gespannt und die ganze Wippe M durch Drehung um die Axe g so weit zurückgestellt, dass, nachdem be wieder aufgerichtet ist, der Daumen d nicht mehr an b anstösst und der Stift i nicht mehr C berührt. Ferner wird der Fallstab p durch Drehung um seine Axe h aufgerichtet und an o angelehnt. Nun zieht man das Uhrwerk auf und lässt die Trommel mit dem Cylinder sich in Bewegung setzen. Ist jene Geschwindigkeit erreicht, bei welcher a in die Höhe gehoben wird und sich mit den Centrifugalkugeln herumbewegt, so sinkt der Hebel h auf seiner gegen h' gerichteten Seite, der Faden f erschlafft, in Folge dessen dreht sich die Wippe M nach vorn, i berührt nun C, und d stösst an b an. In Folge dessen wird der Oeffnungsinductionsschlag ausgelöst, und der Muskel zeichnet seine Zuckung auf den rotirenden Cylinder. Im Moment aber, in welchem M vorfällt, muss auch p, das an o nur eben berührend anlag, niederfallen; indem es auf das Ende v' der Hebelverbindung hh' aufstösst, wird der Faden wieder angespannt und dadurch M und mit ihm i wieder zurückgezogen. Durch dieses rasche, vom Apparat selbst besorgte Zurückziehen der Spitze i wird die allzu grosse Verdickung der von i auf dem Cylinder gezeichneten Abscissenlinie der Zuckungscurve verhindert. Man sieht leicht, dass durch diesen Versuch nicht nur der ganze Verlauf der Zusammenziehung, sondern auch die Zeit, welche vom Moment der Reizung bis zum Moment der Zusammenziehung verfliesst, genau graphisch dargestellt wird. Denn der Moment der Reizung ist durch den zuerst gezeichneten vertikalen Strich fixirt. Eine zweckmässige Veränderung des die Auslösung besorgenden Theils des Myographions ist neuerdings von du Bois-Reymond angebracht worden.

Helmholtz hat in einer weitern, nach anderer Methode angestellten Untersuchungsreihe die Resultate der graphischen Methode wesentlich ergänzt. Er bestimmte nämlich bei verschiedenen Belastungen die Zeit, welche der Muskel braucht, bis seine Spannung so weit angewachsen ist, dass sie der Schwere des zu heben-

den Gewichtes gleichkommt und also die Contraction beginnt, kurz: er bestimmte die Zeit der latenten Reizung bei verschiedenen Belastungen des Muskels. Diese Zeit ist um so grösser, je beträchtlicher die Belastung ist. Das Gesetz aber, nach welchem sie mit der Belastung anwächst, wird durch eine Curve dargestellt, die der Curve der Muskelzuckung bis zu ihrem Gipfelpunkt sehr ähnlich ist. In der That wäre eine vollkommene Identität beider Curven zu erwarten, da in jedem Zeittheilchen der Zuckung der Grad der Verkürzung, den wir nach der ersten Methode gemessen haben, proportional ist der verkürzenden Kraft, die wir mittelst der zweiten Methode durch das ihr gleiche Gewicht bestimmen. Nichts desto weniger sind in der Zuckungscurve die dem Gipfelpunkt näher liegenden Ordinaten verhältnissmässig kürzer als in der Curve der Spannungen. Dies hat darin seinen Grund, dass, wie wir später (in §. 198) sehen werden, die Elasticität des Muskels sich bei der Zusammenziehung vermindert.

Die Messung der Zeitdauer der latenten Reizung bei verschiedenen Belastungen führte Helmholtz nach der Pouillet'schen Methode aus, welche darauf beruht, dass die Zeitdauer eines elektrischen Stroms von bekannter Stärke durch seine Wirkung auf einen Magneten gemessen wird.

Der zeitmessende Strom wurde geschlossen in dem Moment, in welchem der Nerv gereizt wurde, und er wurde durch den Muskel selbst bei beginnender Contraction unterbrochen. Die Fig 75 zeigt schematisch die Anordnung des Ver-

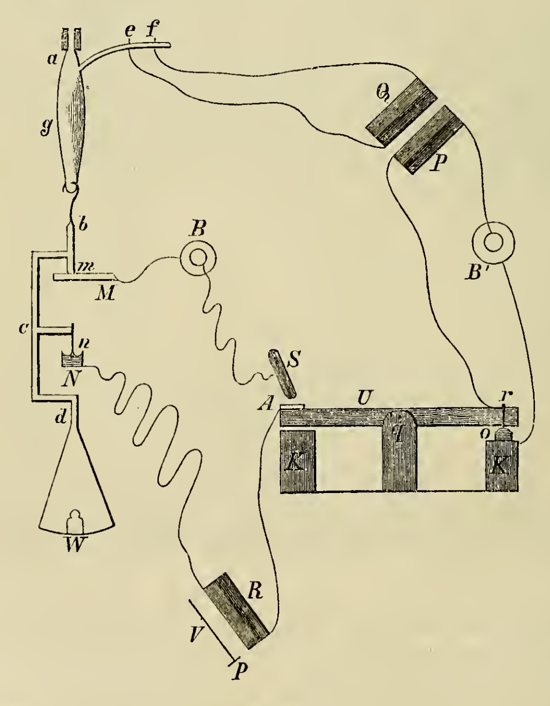


Fig. 75.

suchs. Der Gastrocnemius g eines Frosches ist an einem Stativ a befestigt. Unten hängt an ihm ein Rahmen bcd, welcher von m bis n aus Metall ist und bei m in einer Goldkuppe, bei n in einer amalgamirten Spitze endigt. Die Goldkuppe

m ruht auf einer Metallplatte M, die Spitze n berührt das Quecksilber in dem Näpfchen N, und zwar so, dass das Quecksilber durch Adhäsion an der amalgamirten Spitze in einen Faden emporgehoben ist. Von M aus geht ein Draht zur Batterie des zeitmessenden Stroms B, der andere Pol dieser Batterie steht mit dem Stift S in Verbindung. Von N geht ferner ein Draht zu einer entfernten Drahtspirale R, in deren Nähe sich ein Magnetstäbchen V mit einem Spiegelchen p befindet, an dessen Bewegungen mittelst eines Fernrohrs jede durch den Strom in der Spirale R bedingte Ablenkung des Magnetstäbchens abgelesen werden kann. Von R aus geht endlich ein Draht zurück zu dem Metallplättchen A. Das letztere ist am einen Ende eines um die Axe q drehbaren Brettchens U befestigt, am andern Ende dieses Brettchens befindet sich eine Metallspitze r, welche in das Quecksilbernäpfchen o eintaucht. Der Spielraum der Drehungen von U ist durch die Klötze KK bedeutend beschränkt. o und r stehen durch eine Drahtleitung mit der Batterie B' und der primären Spirale P eines Inductionsapparats in Verbindung Die Enden der secundären Spirale Q des letztern berühren bei e und f den Nerven. Der Beobachter stösst nun, während er durch das Fernrohr die Ablenkung des Magnetstäbchens beobachtet, mit der Spitze S auf das Plättchen A. Dadurch wird der zeitmessende Strom der Batterie B geschlossen. Im selben Moment wird aber auch die Spitze r aus dem Näpfchen o gehoben. Dadurch wird der Strom der Batterie B' unterbrochen, und die Strecke e f des Nerven wird durch einen Oeffnungsinductionsschlag gereizt. Sobald der Muskel durch diesen Reiz sich zusammenzieht, entfernt sich die Kuppe m von M, der zeitmessende Strom wird also unterbrochen. Verlängert sich der Muskel wieder, so erreicht nun die Spitze n nicht vollständig das Quecksilber in N, weil der durch Adhäsion gebildete Quecksilberfaden entzwei gerissen ist; diese Einrichtung hat den Zweck, dass der zeitmessende Strom nicht alsbald nach der Wiederverlängerung des Muskels wieder geschlossen wird. Man führt diesen Versuch aus, indem man auf die Wagschale w verschiedene Gewichte legt und immer die nämliche Stelle e f des Nerven reizt. Die Zeit der latenten Reizung lässt sich aus den gemessenen Ablenkungen des Magnetchens berechnen, wenn man die Schwingungsdauer desselben und die constante Ablenkung, welche der Strom bei dauerndem Geschlossensein bewirkt, zuvor gemessen hat *).

Zur Aufzeichnung des Verlaufs der Muskelcontraction unter dem Einfluss des constanten Stroms benützt man das gewöhnliche Kymographion. Ebenso bedient man sich des letztern überall da, wo es sich um die Aufzeichnung der bei tetanischer Erregung des Nerven eintretenden dauernden Contractionen handelt. Der Verlauf der Zusammenziehung der glatten Muskelfaser wurde von A. Fick am Schliessmuskel der Muschel studirt. Besonders auffallend ist die Beobachtung von Fick, dass sehr kurz dauernde elektrische Schläge viel stärker sein müssen, wenn sie diesen Muskel zur Zuckung bringen sollen, als solche von längerer Dauer. Eine dauernde Zusammenziehung durch den constanten Strom war nicht zu beobachten. Wahrscheinlich erklärt sich dies aus der auch durch andere Erfahrungen bestätigten sehr schnellen Ermüdung des Muskels **).

---

*) Helmholtz, Müllers Archiv 1850 und 1852.

**) Wundt, Archiv für Anatomie und Physiologie, 1859. Fick, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritabeln Substanzen.

§. 192. Fortpflanzung der Erregung.

Jede Erregung braucht eine gewisse Zeitdauer, um von der gereizten zu einer andern Stelle des Nerven oder des Muskels sich fortzupflanzen; bei dieser Fortpflanzung verändert sich zugleich die Intensität der Erregung.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung wird am Bewegungsnerven bestimmt, indem man nach einander durch Reizung zweier in verschiedener Entfernung vom Muskel befindlicher Stellen diesen zur Zuckung bringt. In den zwei sonst völlig übereinstimmenden Zuckungscurven, deren Anfang in Fig. 76 wiedergegeben wurde, ist das Stadium der latenten Reizung von verschiedener Grösse: bei Reizung der dem Muskel näher liegenden Stelle m n ist es gleich a b, bei Reizung der dem Muskel ferner liegenden o p gleich a c, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit durch die Strecke p m ist also gleich der Zeit b c. Helmholtz fand auf diese Weise an dem Froschnerven eine mittlere Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung von 26,4 Meter in der Secunde. Im menschlichen Nerven ist diese Geschwindigkeit grösser, sie beträgt ungefähr 32 Meter in der Secunde.

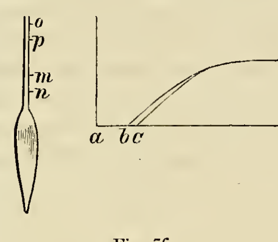


Fig. 76.

Weit langsamer geschieht die Fortpflanzung der Erregung im Muskel. Lässt man hier in ähnlicher Weise wie beim Nerven einen momentanen elektrischen Schlag durch eine Muskelstrecke gehen und lässt man von verschiedenen Stellen die Zeit der beginnenden Contraction an dem zeitmessenden Instrument aufzeichnen, so beträgt nach Aeby die mittlere Fortpflanzungsgeschwindigkeit 0,8 bis 1,2 Meter in der Secunde. Dagegen geschieht die Zusammenziehung des Muskels auf allen Punkten seiner Länge gleichzeitig, wenn entweder der ganze Muskel vom Reize getroffen, oder wenn der Nerv gereizt wird.

Helmholtz hat ausser der graphischen Methode zur Ermittelung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit auch die Pouillet'sche Methode angewandt. Auch hier bestimmte er die Zeitdauer des Stadiums der latenten Reizung bei Erregung von zwei verschiedenen Nervenstellen aus, der erhaltene Zeitunterschied war unmittelbar die Fortpflanzungsgeschwindigkeit durch das zwischen den zwei gereizten Stellen gelegene Nervenstück. Dieselbe Methode liess sich zur Messung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit in den Nerven des lebenden Menschen benützen. Für diesen Zweck dient die Schliessung des zeitmessenden Stromes zur Reizung eines Hautnerven, und im Moment wo die Empfindung entsteht, unterbricht der Beobachter den Strom wieder durch eine Bewegung. Wird dieser Versuch wiederholt, indem jedesmal der Hautnerv an zwei verschiedenen, von einander entfernten Stellen gereizt wird, so ergibt der in beiden Beobachtungen hervortretende Zeitunterschied unmittelbar die Fortpflanzungsgeschwindigkeit durch die betreffende Nervenstrecke, da alle übrigen Zeiträume (die Zeit des Bewusstwerdens der Em-

pfindung, der Uebertragung des Willensimpulses auf die Bewegungsnerven, der Leitung in den letztern und endlich der Uebertragung auf die Muskeln) unverändert bleiben. Helmholtz fand auf diese Weise die Fortpflanzungsgeschwindigkeit in den Nerven des lebenden Menschen ungefähr gleich 60 Meter in der Sec. Aus den unabhängig von einander und nach anderer Methode angestellten Versuchen von Hirsch und Schelske ergab sich dagegen die Secundengeschwindigkeit gleich 30 bis 34 Meter. Da diese Zahl ungefähr die Hälfte der Helmholtz'schen ist, so vermuthet Schelske, dass bei der Berechnung der letzteren aus den Versuchen ein Factor zwei übersehen worden sei *).

Zur Messung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Muskel hat Aeby folgende Methode angewandt. Er spannte den Muskel horizontal auf eine feste Unterlage und setzte an zwei verschiedenen Stellen seiner Länge je ein Stäbchen auf denselben, das in dem Moment gehoben wurde, in welchem die betreffende Stelle in Contraction gerieth. Jedes Stäbchen war mit einem Hebel verbunden, der seine Bewegung auf den rotirenden Cylinder des Myographion zeichnete, und die beiden Stäbchen waren so eingestellt, dass sie senkrecht über einander liegende Punkte des Cylinders berührten. So ergab sich aus dem zwischen den Anfangspunkten der von jedem Stäbchen gezeichneten Curve liegenden Zwischenraum unmittelbar die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizung im Muskel **).

Die Veränderung der Erregung während ihrer Fortpflanzung besteht in einer Zunahme ihrer Intensität. Die Reizung schwillt an auf ihrem Wege. Wenn also z. B. ein und derselbe Reiz einen Bewegungsnerven an zwei verschiedenen Stellen trifft, so ist diejenige Zuckung des Muskel, die durch Reizung der entfernteren Stelle erzeugt wird, grösser als diejenige Zuckung, die durch Reizung der dem Muskel näheren Stelle entsteht. Für die Fortpflanzung der Erregung im Muskel gilt höchst wahrscheinlich dasselbe Gesetz, doch ist es hier noch nicht nachgewiesen.

Man hat früher, getäuscht durch Beobachtungen an absterbenden Nerven, geglaubt, die Erregung nehme ab proportional der Nervenstrecke, die sie durchläuft. Dass das umgekehrte Verhalten das wirkliche ist, hat Pflüger nachgewiesen. Die Wichtigkeit dieser Thatsache für die Theorie der Nerven- und Muskelkräfte werden wir in §. 201 kennen lernen ***).

§. 193. Veränderungen der Erregbarkeit im Elektrotonus.

Eine Reihe äusserer Einwirkungen verändert die innere Constitution der Nerven und Muskeln in solcher Weise, dass dadurch die Erregbar-

---

*) Helmholtz, Archiv f. Anatomie u. Physiologie 1850 u. 52. Schelske, ebend. 1864. Hirsch, Moleschott's Untersuchungen Bd. 9.

**) Aeby, Untersuchungen über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizung in den Muskeln, Braunschweig 1862.

***) Pflüger, Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus. Rücksichtlich einer über den obigen Gegenstand entstandenen Polemik zwischen Pflüger und Heidenhain vergl. die allgem. med. Centralzeitung, 1859, Nro. 10, 14, 16 und 19.

keit derselben mehr oder weniger beträchtlich alterirt wird. Unter diesen Einwirkungen sind die Veränderungen der Erregbarkeit durch den constanten Strom für das Verständniss der innern Processe der Nerven und Muskeln bei weitem die wichtigsten.

Die *Veränderungen der Erregbarkeit im Elektrotonus* werden durch das folgende allgemeine Gesetz bestimmt: wird ein Theil der Länge eines Nerven von einem constanten Strom durchflossen, so ist während der Dauer des Stroms sowohl in der vom Strom durchflossenen oder *intrapolaren* Strecke als in einer beliebigen dies- oder jenseits gelegenen *extrapolaren* Nervenstrecke die Erregbarkeit verändert, und zwar ist sie *erhöht* im Bereich der *negativen* Elektrode, der *Kathode*, dagegen *erniedrigt* im Bereich der *positiven* Elektrode, der *Anode*. Man kann daher das Gesetz auch so ausdrücken: jede Nervenstrecke im Zustand des *Katelektrotonus* besitzt eine *erhöhte*, jede Nervenstrecke im Zustand des *Anelektrotonus* besitzt eine *verminderte* Erregbarkeit. Zwischen den Elektroden befindet sich ein Punkt, an welchem der Katelektrotonus in den Anelektrotonus übergeht, und an welchem die Erregbarkeit unverändert bleibt. Die Lage dieses Punktes richtet sich nach der Stärke des constanten Stromes: er rückt der negativen Elektrode um so näher, je stärker der Strom wird. In den extrapolaren Stellen nimmt mit der Entfernung von den Elektroden die Erregbarkeitsveränderung ab und schwindet endlich ganz. Die Ausbreitung der Veränderung ist von der Stärke des constanten Stroms abhängig: je mehr diese wächst, um so weiter erstreckt sich die Erregbarkeitsveränderung auf der Seite beider Elektroden, doch geschieht dies nicht auf beiden Seiten gleichmässig, sondern bei den schwächsten Strömen ist die Strecke des extrapolaren Anelektrotonus grösser als diejenige des extrapolaren Katelektrotonus, bei den stärksten Strömen aber kehrt sich das Verhältniss um. Man kann sich dieses Gesetz der Veränderungen der elektrotonischen Erregbarkeit mit wachsender Stromstärke durch die Fig. 77 versinnlichen. In derselben sind auf der Abscissenlinie NN,

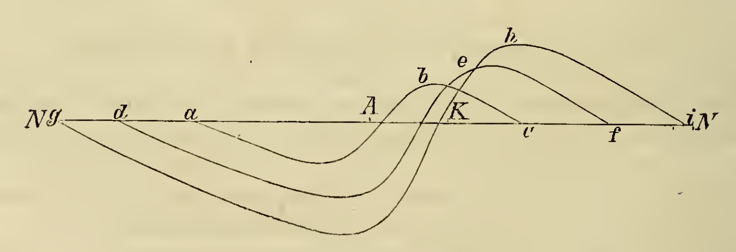


Fig. 77.

welche die Nervenlänge bedeutet, die Zunahmen der Erregbarkeit als nach oben gerichtete, die Abnahmen der Erregbarkeit als nach unten gerichtete Ordinaten aufgetragen. A K ist die vom Strom durchflossene Nervenstrecke, a b c ist die Curve der Erregbarkeitsveränderungen bei

einem schwachen Strom, d e f ist diese Curve bei einem mittelstarken und g h i bei einem starken Strom. Die Curven der Erregbarkeitsveränderung werden also bei wachsender Stromstärke nicht nur grösser, sondern verrücken sich zugleich in der Richtung der Kathode, so dass die Strecke des intrapolaren Katelektrotonus bedeutend abnimmt, die des extrapolaren Katelektrotonus aber nicht bloss absolut sondern auch relativ zunimmt. Um die Beziehung der beiden elektrotonischen Zustände zu der Richtung des Stromes im Nerven festzustellen, bezeichnet man, wenn sich bei i das centrale, bei g das peripherische (Muskel-) Ende des Nerven befindet, den Zustand in A g als Zustand des extrapolaren absteigenden Anelektrotonus und den Zustand in K i als Zustand des extrapolaren aufsteigenden Katelektrotonus. Befindet sich umgekehrt bei i das peripherische und bei g das centrale Ende, so ist A g im Zustand des aufsteigenden Anelektrotonus und K i im Zustand des absteigenden Katelektrotonus. Diese Unterscheidung ist desshalb wichtig, weil die Zustände des aufsteigenden Anelektrotonus und Katelektrotonus nicht unmittelbar geprüft werden können, da von der aufsteigend elektrotonisirten Stelle aus die Reizung sowohl durch die vom constanten Strom durchflossene wie durch die im umgekehrten Sinne elektrotonisirte Stelle geleitet werden muss und daher der Effect der Reizung nicht bloss von der Reizbarkeit der wirklich gereizten Stelle sondern auch von der Leitungsfähigkeit jenes ganzen Nervenabschnitts, durch welchen sich die Erregung zum Muskel fortpflanzt, abhängt. Beim absteigenden Elektrotonus tritt dagegen die Reizung unmittelbar aus der elektrotonisirten Strecke in den Muskel über. So kommt es, dass man nur beim absteigenden Katelektrotonus und Anelektrotonus das Gesetz der elektrotonischen Veränderungen der Reizbarkeit vollkommen ungetrübt beobachtet. Unter den aufsteigenden Veränderungen ist dagegen bloss die verminderte Erregbarkeit im Anelektrotonus immer sicher zu beobachten, die erhöhte Erregbarkeit des Katelektrotonus dagegen nur bei schwachen Strömen: bei den allerschwächsten Strömen ist deutlich die Zuckungshöhe vergrössert, sie nimmt dann bis zu einer gewissen Grenze mit der Stromverstärkung zu, von da an nimmt sie allmälig ab, um einer beträchtlichen Verminderung und endlich einem gänzlichen Schwinden der Zuckungsgrösse Platz zu machen. Die Erregbarkeit im aufsteigenden Katelektrotonus ist also bei stärkeren Strömen scheinbar vermindert, indem die Erhöhung der Erregung in der katelektrotonisirten Stelle in Folge der Leitung durch die vom constanten Strom durchflossene und die im Anelektrotonus befindliche Nervenstrecke zum Verschwinden kommt. Auf demselben Umstande beruht es, dass auch das Gesetz der Zunahme der Erregbarkeit mit der Vergrösserung der intrapolaren Strecke hinsichtlich des aufsteigenden Katelektrotonus eine scheinbare Ausnahme erfährt. Reizt man nämlich in einer constanten Entfernung oberhalb der unverrückt bleibenden Kathode des aufsteigenden Stroms,

während man die Grösse der intrapolaren Strecke durch Verschieben der Anode verändert, so zeigt sich, dass nur bei den schwächsten Strömen mit der Verlängerung der intrapolaren Strecke die Zuckungsgrösse zunimmt, dass dagegen bei stärkeren Strömen von einer längeren Strecke ein geringerer Zuckungszuwachs als von einer kürzeren zu erhalten ist, ja dass zuletzt die längere Strecke Zuckungsabnahme gibt, während die kürzere noch Zuckungszunahme zeigt. Auch diese Abweichungen erklären sich unmittelbar aus der mit wachsender Stromstärke abnehmenden Leitungsfähigkeit.

Die aus den angeführten Thatsachen schon zu erschliessende Veränderung der Leitungsfähigkeit wird durch die directe Untersuchung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Elektrotonus bestätigt. Aus ihr ergibt sich, dass die Fortpflanzungsgeschwindigkeit sowohl in der anelektrotonischen als in der katelektrotonischen Stelle vermindert ist. Diese Verminderung nimmt zu mit der Stromstärke. Sie hat, wie v. Bezold ermittelt hat, ihre Maxima in der Gegend der Elektroden und sinkt von diesen aus sowohl gegen die intrapolare Strecke als gegen die extrapolaren Strecken. Doch breitet sich die Abnahme der Leitungsfähigkeit auf der Seite der Anode weiter aus als auf der Seite der Kathode. Dies entspricht der in §. 184 erwähnten Thatsache, dass auch die elektrische Veränderung im Elektrotonus weiter auf Seite der Anode sich ausbreitet. Ueberschreitet der constante Strom eine gewisse Intensität, so wird die Leitungsfähigkeit an zwei Stellen in der Gegend der Elektroden gänzlich aufgehoben. Der Grund für die scheinbare Erregbarkeitsabnahme im aufsteigenden Katelektrotonus liegt somit vorzugsweise an diesen beiden Stellen mit sehr verminderter oder gänzlich aufgehobener Leitungsfähigkeit, die eine oberhalb des constanten Stromes einwirkende Erregung zu durchlaufen hat.

Mit der veränderten Leitungsfähigkeit im Elektrotonus hängt unmittelbar die gleichfalls durch v. Bezold festgestellte Thatsache zusammen, dass bei der Reizung des Nerven durch die Schliessung von Kettenströmen im Allgemeinen die Zeit der latenten Reizung grösser ist als bei der momentanen Reizung durch Oeffnungsinductionsschläge. Ist nämlich der Kettenstrom absteigend gerichtet, so ist immer der Zeitraum der latenten Reizung bei schwachen Strömen länger als bei starken, und die stärksten Ströme bewirken ebenso schnell eine Zuckung, als wenn der Nerv in der Gegend der Kathode durch einen Inductionsschlag gereizt worden wäre. Ist der Strom aufsteigend gerichtet, so ist ebenfalls schon bei den schwächsten Strömen eine Verzögerung des Zuckungsanfangs zu beobachten, diese nimmt anfangs mit der Verstärkung des Stromes ab, dann aber wieder zu, bis sie schliesslich unendlich wird, d h. bis gar keine Zuckung mehr eintritt. Bei absteigendem Strom tritt mit der Vergrösserung der intrapolaren Strecke durch Verschiebung der Anode keine Veränderung in der latenten Rei-

zung ein, bei aufsteigendem Strome hingegen wird mit der Vergrösserung der intrapolaren Strecke durch Verschiebung der Kathode die Zeit der latenten Reizung vergrössert. Alle diese Thatsachen erklären sich nur, wenn man, abgesehen von der durch die früher angeführten Thatsachen festgestellten Verminderung der Leitungsfähigkeit im Elektrotonus, annimmt: 1) dass bei Eintritt des constanten Stroms in den Nerven eine Vorbereitungszeit vergeht, bis die Erregung eintritt, welche Vorbereitungszeit mit der Verstärkung des Stromes allmälig abnimmt, und 2) dass bei jeder Schliessung eines constanten Stroms die Reizung nur an der Kathode stattfindet. Es ist unter Voraussetzung dieser beiden Annahmen klar, dass bloss, wenn die negative oder reizende Elektrode gegen den Muskel hin liegt, die Abhängigkeit der Vorbereitungszeit der Reizung von der Stromstärke ungetrübt hervortreten kann, während, wenn die negative Elektrode gegen das centrale Ende hin liegt, wo der Reiz die vom Strom durchflossene und die anelektrotonische Stelle zu durchlaufen hat, immer mehr die bei wachsender Stromstärke eintretende Verminderung der Leitungsfähigkeit sich geltend machen muss, so dass nothwendig ein Punkt eintritt, wo trotz verminderter Zeit der Vorbereitung die latente Reizung verlängert ist, weil die Fortpflanzungsgeschwindigkeit in höherem Grade noch abgenommen hat.

Die beiden angeführten Sätze, dass jede Schliessung eines constanten Stroms erst nach einer Vorbereitungszeit erregend wirkt, und dass die Schliessungsreizung stets an der negativen Elektrode ihren Ort hat, stehn im vollen Einklang mit den Erregbarkeitsveränderungen im Elektrotonus. Vor Allem gehört hierher die Grundthatsache selbst, dass mit der Schliessung des constanten Stroms im Bereich der Kathode die Erregbarkeit zunimmt, während sie im Bereich der Anode abnimmt. Die Vermuthung ist hiernach gerechtfertigt, dass eine rasch geschehende Reizbarkeitszunahme als Reiz wirke. Bestätigt wird diese Vermuthung durch die unten (§. 195) zu erörternden Thatsachen über die mit dem Verschwinden der elektrotonischen Veränderung eintretende Erregung.

Die im elektrotonischen Zustand eintretenden Erregbarkeitsveränderungen des Muskels weichen darin von denjenigen des Nerven ab, dass sie sich, wie der elektrotonische Zustand selbst, auf die vom Strom durchflossene Muskelstrecke beschränken. Reizt man daher oberhalb oder unterhalb einer von einem constanten Strom beliebiger Richtung durchflossenen Muskelstrecke, so findet man, dass der Strom auf die Zuckungshöhe ohne jeden Einfluss ist. Die am Nerven nachweisbaren extrapolaren Erregbarkeitsveränderungen fehlen also hier vollständig. Dagegen wird nach v. Bezold die Fortpflanzung des Reizes durch die vom constanten Strom durchflossene Strecke ähnlich wie beim Nerven verzögert, mit dem Unterschiede jedoch, dass auch die

Verzögerung der Leitung auf die elektrotonisirte Strecke beschränkt ist.

Die Veränderungen der Erregbarkeit im Elektrotonus sind zuerst von Eckhard untersucht worden. Er gab für den absteigenden Elektrotonus diese Veränderungen richtig an, wurde aber hinsichtlich des aufsteigenden Elektrotonus durch die Anwendung zu starker die Leitungsfähigkeit beeinträchtigender Ströme irre geführt und behauptete daher, bei dem aufsteigenden An- und Katelektrotonus sei die Erregbarkeit vermindert. Pflüger hat die schwieriger zu sehende Erregbarkeitszunahme im aufsteigenden Katelektrotonus sowie die übrigen Gesetze der extrapolaren und intrapolaren Erregbarkeitsveränderung mit Hülfe einer sorgfältigen Versuchsmethode, die ein genaues Abstufen und eine grosse Constanz der Stromstärke möglich machte, nachgewiesen. Der Strom einer constanten Kette wurde in der in Fig. 70 schematisch angegebenen Weise mittelst der Nebenschliessung eines Rheochords abgestuft; besondere Sorgfalt war auf die Unpolarisirbarkeit der an den Nerven angelegten Elektroden verwandt. Zur Reizung wurde bald der Schliessungs- oder Oeffnungsschlag einer Inductionsvorrichtung bald der Strom einer zweiten galvanischen Kette angewandt. Auch diesen reizenden Strom setzte Pflüger mittelst unpolarisirbarer Elektroden mit dem Nerven in Verbindung. Bei der Anwendung von Inductionsschlägen als Reizmittel ist dies jedoch nicht unbedingt erforderlich, da die Inductionsströme zu kurz dauern, um eine merkliche Polarisation hervorzurufen. Am zweckmässigsten ist für diese wie für alle Untersuchungen, wo es sich um eine möglichste Constanz des Reizmittels handelt, die Anwendung der Schliessungsinductionsschläge; die Oeffnungsschläge haben zwar den Vorzug kürzerer Dauer, können aber wegen des überspringenden Funkens nicht vollkommen gleichmässig erhalten werden. Pflüger hat zwar diese Ungleichmässigkeiten zu vermeiden gesucht, indem er durch ein besonderes Instrument (einen elektro-magnetischen Fallapparat) die Oeffnung der Kette immer mit der nämlichen Geschwindigkeit vornehmen liess, aber der angeführte Uebelstand wird dadurch nicht ganz gehoben.

Einer besonderen Modification bedarf die Versuchsmethode, um auf die Untersuchung der Erregbarkeit der intrapolaren Strecke Anwendung finden zu können. Pflüger erforschte zu diesem Zweck zunächst die Abhängigkeit der totalen Erregbarkeit der intrapolaren Strecke von der Stromstärke. Er schaltete in den Kreis einer constanten Kette, deren Stromstärke wieder durch einen als Nebenschliessung benützten Rheochord abgestuft werden konnte, gleichzeitig eine Nervenstrecke und die secundäre Spirale einer Inductionsvorrichtung ein. Er liess nun abwechselnd durch Schliessung eines Stroms in der primären Spirale einen Strom durch den Nerven gehen, während der ihn durchfliessende constante Strom bald geschlossen bald geöffnet war. Es ergab sich hierbei, dass die totale Erregbarkeit durch schwache constante Ströme erhöht wurde, und dass diese Erhöhung allmälig bis zu einem gewissen Maximum zunahm, von da an aber wieder sank und endlich in eine Erregbarkeitsabnahme übergieng. Da nun nach den über die extrapolare Erregbarkeit ermittelten Thatsachen nicht angenommen werden kann, dass die Erregbarkeit in jedem Punkt der intrapolaren Strecke dieselbe sei, so war schon hiernach mit Wahrscheinlichkeit vorauszusetzen, dass in der in Fig. 77 versinnlichten Weise bei schwachen Strömen ein grösserer Theil der intrapolaren Strecke im Zustand der erhöhten Erregbarkeit und bei starken Strömen ein grösserer Theil im Zustand der verminderten Erregbarkeit sich befinde. Dies hat denn auch Pflüger durch die Prüfung der partiellen Erreg-

barkeit der intrapolaren Strecke thatsächlich erwiesen. Er substituirte für diesen Zweck dem elektrischen den chemischen Reiz, indem er eine ziemlich lange Nervenstrecke zwischen die Pole nahm, von derselben aus an verschiedenen Stellen ihrer Länge durch Unterschieben eines Kochsalztropfens Tetanus hervorbrachte und dann abwechselnd den Strom geöffnet und geschlossen hielt, wobei je nach dem Punkt der Reizung bald Zunahme bald Abnahme des Tetanus eintrat. Auf diese Weise bestätigte es sich, dass sich der Katelektrotonus und Anelektrotonus nach dem in Fig. 77 dargestellten Gesetze in der intrapolaren Strecke ausbreiten.

Pflüger schloss aus seinen Versuchen, dass der Anelektrotonus nicht nur mit einer Abnahme der Erregbarkeit sondern auch zugleich mit einer Hemmung des Leitungsvermögens verbunden sei. v. Bezold aber zeigte durch directe Versuche, dass diese Hemmung auch für den Katelektrotonus gelte. Derselbe Beobachter hat dann durch seine Untersuchung über die Zeit der latenten Reizung bei verschiedener Richtung des Stroms den directen Beweis für den schon von Pflüger aufgestellten Satz geliefert, dass die Schliessungsreizung nur an der Kathode stattfinde. Gleichzeitig wurden von ihm die wesentlichen Unterschiede in dem Verhalten des elektrotonisirten Nerven und Muskels gegen Reize näher studirt*).

§. 195. Nachwirkungen des Elektrotonus.

Die Nachwirkungen des Elektrotonus bestehen theils in einer Erregbarkeitsveränderung, welche immer eine Zeit lang nach dem Aufhören des Elektrotonus zurückbleibt, theils in einer Erregung, von welcher der Uebergang aus dem Elektrotonus in den gewöhnlichen Zustand begleitet sein kann. Die erste dieser Nachwirkungen, die Erregbarkeitsveränderung nach dem Elektrotonus, besteht je nach der Lage der Elektroden bald in einer Erregbarkeitszunahme bald in einer Erregbarkeitsabnahme. Man bezeichnet die erste als positive, die zweite als negative Modification. Genauer untersucht sind bis jetzt nur die extrapolaren Erregbarkeitsveränderungen. Hier ergibt sich, dass der Katelektrotonus nach seinem Verschwinden eine kurz dauernde negative Modification hinterlässt, die sehr bald einer länger anhaltenden positiven Modification Platz macht, dass hingegen der Anelektrotonus sogleich in eine allmälig wachsende positive Modification übergeht. Die Erregbarkeitsveränderungen der intrapolaren Strecke verhalten sich entsprechend: bei den allerschwächsten Strömen beobachtet man vermöge des überwiegenden Katelektrotonus zuerst eine kurzdauernde negative Modification, die dann in die positive überspringt, bei stärkeren Strömen sieht man in Folge des überwiegenden Anelektrotonus sogleich die positive

*) Eckhard, Beiträge zur Anatomie und Physiologie, Heft 1, Giessen 1855. Pflüger, Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus, Berlin 1859. von Bezold, Untersuchungen über die elektrische Reizung der Nerven und Muskeln, Leipzig 1861.

Modification hervortreten. Die zweite der Nachwirkungen des constanten Stroms, die Erregung beim Oeffnen der Kette, hat in dem Verschwinden des Anelektrotonus ihre Ursache. An dem mit seinem Muskel zusammenhängenden Bewegungsnerven gibt sich diese Erregung gewöhnlich als eine einfache Oeffnungszuckung kund. Zuweilen, namentlich wenn der constante Strom eine gewisse Zeit geschlossen war, tritt auch statt dessen ein Oeffnungstetanus ein. Die im Anelektrotonus gewesene Stelle lässt sich dadurch als der Sitz dieser Erregung nachweisen, dass ein bei der Oeffnung eines absteigenden constanten Stroms ausbrechender Tetanus im Moment sistirt wird, wenn man durch Zerschneiden der intrapolaren Nervenstrecke den oberen anelektrotonischen Theil abtrennt, während der nach Oeffnung des aufsteigenden Stroms entstehende Tetanus durch Abschneiden des katelektrotonischen Theils des Nerven nicht unterbrochen wird. Ein als Nachwirkung des Elektrotonus entstandener Tetanus wird, falls derselbe durch schwache oder mittelstarke Ströme verursacht war, momentan beruhigt, wenn man den constanten Strom wieder in derselben Richtung schliesst, er wird verstärkt, wenn der constante Strom in der entgegengesetzten Richtung geschlossen wird. Auf einen durch starke Ströme hervorgerufenen Oeffnungstetanus hingegen wirkt bei jeder Stromesrichtung die Schliessung schwächend und die Oeffnung verstärkend.

Aus den oben erörterten Thatsachen folgt, dass das Verschwinden des Anelektrotonus als Reiz wirkt, während wir im vorigen §. fanden, dass ebenso das Entstehen des Katelektrotonus ein Reiz sei. Aus diesen beiden Sätzen ergibt sich unmittelbar das Zuckungsgesetz für verschiedene Stärke der Ströme. Da nämlich beim absteigenden Strom die Kathode gegen den Muskel hin liegt, so wird dieser Strom im Allgemeinen innerhalb der Grenzen, in welchen er überhaupt Zuckung erregt, Schliessungszuckung hervorrufen. Beim starken aufsteigenden Strom fehlt dagegen die Schliessungszuckung, weil der durch das Entstehen des Katelektrotonus gesetzte Reiz an der im Anelektrotonus befindlichen Strecke mit verminderter Erregbarkeit gleichsam abprallt, bei schwächeren Strömen tritt die Schliessungszuckung ein, indem hier der Katelektrotonus sich über einen grösseren Theil der intrapolaren Strecke ausbreitet (vergl. Fig. 77). Die Oeffnungszuckung tritt bei aufsteigendem Strom erst bei grösserer Stromstärke als die Schliessungszuckung ein, weil sie von einer tieferen und daher minder erregbaren Nervenstelle ausgeht als diese. Bei absteigendem Strom tritt die Oeffnungszuckung bald mit bald vor oder nach der Schliessungszuckung ein, weil einerseits zwar das Verschwinden des Anelektrotonus immer schwächer reizt als das Entstehen des Katelektrotonus, doch aber anderseits die Erregung dort von einer höheren, also reizbareren Nervenstelle aus geschieht. Dass endlich die Schliessungszuckung des aufsteigenden Stroms früher eintritt als die Schliessungs-

zuckung des absteigenden erklärt sich ebenfalls daraus, dass dort eine höher gelegene, erregbarere Nervenstelle vom Reiz getroffen ist.

Mit der grösseren Wirksamkeit der Schliessungserregung hängt es ohne Zweifel zusammen, dass bei Strömen von sehr kurzer Dauer bloss die Schliessung, nicht aber die Oeffnung erregend wirkt. Die durch Inductionsschläge oder im Moment wieder unterbrochene Kettenströme erzeugten Zuckungen sind also immer Schliessungszuckungen. Fick hat dies daraus erschlossen, dass die in §. 187 erwähnte zwischen dem Minimum und Maximum der Zuckung vorhandene Proportionalität der Zuckungsgrösse mit der Stromstärke bei sehr kurz dauernden Strömen vorhanden ist, welches auch die Richtung derselben sein möge, während sich bei Strömen von etwas längerer Dauer eine auffallende Abweichung zeigt, sobald dieselben aufsteigend gerichtet sind. Hier nimmt die Zuckung, nachdem sie anfangs der Stromstärke proportional gewachsen ist und ihr Maximum erreicht hat, plötzlich später wieder ab und erreicht dann bei weiterer Stromverstärkung nochmals das Maximum. Man muss annehmen, dass hierbei die anelektrotonische Erregungshemmung allmälig sich geltend macht, indem ihre Zeit von einer gewissen Stromstärke an mit der katelektrotonischen Erregungswelle zusammenfällt. Erst bei noch fortgesetzter Stromverstärkung wirkt das Verschwinden des Anelektrotonus selber als Reiz, und es ist nun das zweite Zuckungsmaximum durch die Oeffnungserregung bedingt *).

Beim Muskel sind die Nachwirkungen ebenso wie die unmittelbaren Wirkungen des Elektrotonus auf die vom Strom durchflossene Strecke beschränkt. Nach der Oeffnung eines constanten Stromes, der längere Zeit den Muskel durchflossen hat, geräth derselbe in eine dauernde Zusammenziehung, die nur langsam sich wieder ausgleicht. Schliessung des entgegengesetzt gerichteten Stromes verstärkt diese Zusammenziehung, Schliessung des gleich gerichteten hebt sie auf.

Die als Nachwirkungen des Elektrotonus zurückbleibenden Erregbarkeitsänderungen sind erst von Pflüger ermittelt worden. Dagegen sind die beim Oeffnen der Kette eintretenden Erregungen schon lange unter dem Namen der Modificationen der Erregbarkeit bekannt. Ritter beobachtete zuerst den Oeffnungstetanus bei aufsteigendem Strom (Ritter'scher Tetanus), von Volta u. A. wurde die nach längerem Geschlossensein eines Stroms erhöhte Erregbarkeit für den Strom der entgegengesetzten Richtung beobachtet (Volta'sche Alternative). Gleichzeitig und unabhängig von einander beobachteten Rosenthal und ich die Analogie der Modificationserscheinungen bei aufsteigendem und bei absteigendem Strom. Heidenhain fand den aufsteigenden Strom so wirksam, dass ein bereits abgestorbener Muskel durch längere Einwirkung des constanten Stroms wieder zur Zusammenziehung gebracht werden konnte. Ich sah eine solche Wiederbelebung durch den constanten Strom auch

---

*) Fick, Untersuchungen über elektrische Nervenerregung, Braunschweig 1864.

beim Nerven eintreten. Die Zusammenziehungen des Muskels nach längerer Einwirkung des Stroms haben dieselbe Eigenthümlichkeit wie die Muskelcontractionen durch den constanten Strom nach dem Aufhören des Nerveneinflusses: die Zusammenziehung geschieht viel langsamer und hält viel gleichmässiger an als die dauernde Zusammenziehung bei tetanischer Erregung des Nerven *).

§. 195. Veränderungen der Erregbarkeit durch verschiedene andere Einflüsse.

An die Veränderungen durch den Elektrotonus schliessen sich unmittelbar diejenigen Veränderungen der Erregbarkeit an, welche durch die Reizung erzeugt werden. Von geringerem Belang sind die Veränderungen durch erhöhte oder erniedrigte Temperatur sowie durch verschiedene chemische Einwirkungen. Schliesslich bleibt uns dann noch die Betrachtung jener Veränderungen der Erregbarkeit übrig, welche in dem Tod der Nerven oder Muskeln, d. h. in dem Aufhören der während des Lebens auf sie einwirkenden Bedingungen, wie der Ernährung, des Zusammenhangs mit den Nervencentren und den peripherischen Organen, ihren Grund haben.

Die Veränderungen der Erregbarkeit durch die Reizung bestehen theils in einer Erregbarkeitserhöhung theils in einer Erregbarkeitsabnahme. Eine Erregbarkeitserhöhung beobachtet man, wenn die Reize mit mässiger, nicht zu grosser und nicht zu kleiner Geschwindigkeit auf einander folgen, und wenn sie eine gewisse Intensität nicht übersteigen. Folgen die Reize allzu rasch auf einander, oder sind sie zu heftig, so macht sich alsbald die Erregbarkeitsabnahme geltend. Folgen sich dagegen die Reize zu langsam, so wirken sie gar nicht verändernd auf die Erregbarkeit. Man kann die Erregbarkeitserhöhung in Folge der Reizung besonders nach der Einwirkung mechanischer und sehr kurz dauernder elektrischer Reize beobachten. Sie trifft nicht bloss die vom Reiz getroffene Stelle des Nerven sondern auch die demselben benachbarten Nervenstrecken. Ohne Zweifel hängt sie mit der als Nachwirkung des Elektrotonus zurückbleibenden positiven Modification zusammen.

Die Erregbarkeitsabnahme durch die Reizung oder die Ermüdung beobachtet man namentlich, wenn die einzelnen Reize ziemlich schnell auf einander folgen, und eine grosse Intensität besitzen. Verschmelzen die einzelnen Zuckungen zu einer continuirlichen (tetanischen) Zusammenziehung, so nimmt diese Zusammenziehung anfangs mit beschleunigter und später mit immer mehr verlangsamter Geschwindigkeit ab. Aehnlich geschieht die Abnahme der Einzelzuckungen, wenn die Reize so langsam sich folgen, dass jene von einander getrennt bleiben.

*) Pflüger, a. a. O. Heidenhain, Archiv f. physiol. Heilk., Bd. 1. Wundt, ebend. Bd. 2. Rosenthal, Zeitschr. f. rat. Med., 3. R. Bd. 4. Die ältere Literatur vergl. bei du Bois-Reymond, Untersuchungen Bd. 1.

Zugleich aber ändert sich dabei der Verlauf jeder Einzelzuckung, indem das Stadium der latenten Reizung und der steigenden Energie grösser werden und daher die ganze Dauer der Zuckung sich verlängert. Die Zunahme der latenten Reizung rührt hierbei von einer Abnahme der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven her.

Beim Muskel ist die Grösse der Ermüdung wesentlich abhängig von der Zusammenziehung. Die Ermüdung nimmt zu mit der Arbeit, welche der Muskel durch seine Zusammenziehungen leistet. Ein in tetanischer Zusammenziehung erhaltener Muskel ermüdet daher nach Kronecker langsamer als ein Muskel, der unter sonst gleichen Bedingungen, d. h. bei der gleichen Belastung und der gleichen Reizstärke, durch öfteren Wechsel zwischen Bewegung und Ruhe eine Arbeit leistet. Ausserdem scheint aber der Widerstand, welchen der Muskel bei der Zusammenziehung findet, auf die Ermüdung von Einfluss zu sein. So fand Leber, dass ein Muskel, der an beiden Enden befestigt und dadurch an der Zusammenziehung verhindert war, rascher ermüdete als ein anderer, der sich contrahiren konnte. Hiermit stimmt überein, dass, wie Volkmann nachgewiesen hat, die Zunahme der Ermüdung mit der Belastung sich schon während einer einzelnen Zuckung geltend macht, da ein Muskel sich stärker verkürzt, wenn er ein Gewicht erst im Lauf seiner Zusammenziehung aufhebt, als wenn er dasselbe vom Beginn seiner Zusammenziehung an zu tragen hat.

Auf die Erregbarkeitszunahme in Folge der Reizung habe ich zuerst aufmersam gemacht. Sie ist so bedeutend, dass z. B. ein Inductionsschlag, der anfänglich nur eine sehr schwache Zuckung erregt, zuletzt einen heftigen und dauernden Tetanus hervorbringt. Die Höhe der Zuckungen wird nicht bloss bis zu dem vorher vorhandenen Maximum gesteigert, sondern dieses Maximum selber nimmt zu. Zugleich beobachtete ich bei der Anwendung kurz dauernder Inductionsschläge eine von der Richtung der letzteren abhängige Verschiedenheit, indem absteigende Inductionsschläge sich weit wirksamer zeigten als aufsteigende. Dies hängt offenbar damit zusammen, dass der Anelektrotonus mit der Zunahme der Stromstärke und wahrscheinlich auch mit der Dauer des Stroms (oder, was damit gleichbedeutend scheint, mit der öfteren Einwirkung eines kurz dauernden Stroms) immer länger nach dem Aufhören des Stroms mit seiner negativen Modification und Erregungshemmung zurückbleibt. Da nun bei sehr kurz dauernden Stromstössen die Reizung immer als eine Schliessungsreizung zu betrachten ist, also an der Kathode erfolgt, so muss, wenn der Strom aufsteigend gerichtet ist, der Reiz die anelektrotonische Hemmung passiren, während bei absteigendem Strom die Reizung auf der gegen den Muskel hin gelegenen Seite geschieht. Hiermit stimmt überein, dass die durch absteigende Stromstösse erzeugte Zunahme der Erregbarkeit durch einen constanten Strom, den man in der gleichen Richtung schliesst, verstärkt wird, während sie durch einen constanten Strom von entgegengesetzter Richtung geschwächt wird *).

Der Verlauf der Ermüdung ist für tetanische Muskelreize zuerst von Ed.

*) Wundt, Archiv für Anatomie u. Physiologie, 1859.

Weber im Allgemeinen ermittelt worden. Ich fand für diesen Verlauf erhebliche Verschiedenheiten je nach der Grösse der Belastung. Damit stimmen vollständig die Beobachtungen Kronecker's über die Ermüdung bei intermittirenden Contractionen überein. Zwischen den Resultaten Kronecker's und Leber's finden sich einige noch nicht gelöste Widersprüche. Leber ist geneigt den Einfluss der Arbeit auf die Ermüdung für sehr geringfügig zu halten. Doch haben seine Versuche nur die Bedeutung der Widerstände der Zusammenziehung dargethan, ohne in Bezug auf die Wirkung der Arbeit einen Schluss zuzulassen, während die letztere durch Kronecker's Beobachtungen bestimmt nachgewiesen ist. Dieser fand, dass auch für die Arbeits- und Ermüdungsversuche (ähnlich wie für die Elasticitätsmessungen) die Benützung des lebenden Muskels von wesentlichem Vortheil ist*).

Erniedrigung der Temperatur lässt die Erregbarkeit sinken, während Erhöhung der Temperatur bis zu einer gewissen Grenze dieselbe zunehmen lässt; über diese Grenze hinaus wirkt aber auch die erhöhte Wärme vermindernd auf die Erregbarkeit. Mit der Verminderung der Zuckungsgrösse wird stets auch die Fortpflanzungsgeschwindigkeit vermindert und häufig der Verlauf der Zuckung in ähnlicher Weise wie bei der Ermüdung verändert.

Schelske fand, dass beim Froschnerven ein Reiz, der bei 15 °C. nicht mehr genügte, um Zuckung auszulösen, bei 18° eine solche zu Stande brachte. Erwärmung auf 36° C. bedingt ein plötzliches Steigen und nachher dauerndes Sinken der Reizbarkeit. Bei Erniedrigung der Temperatur beobachtete Schelske immer nur Abnahme der Reizbarkeit, Harless aber sah, wenn die Temperatur plötzlich sank, eine rasch vorübergehende Zunahme**).

Unter den chemischen Agentien veranlassen die meisten, die als Reizmittel auf den Nerven oder Muskel wirken, nach kürzerer oder längerer Einwirkung ein Erlöschen der Erregbarkeit, so die Alkalien, Säuren, die concentrirteren Lösungen der neutralen Alkalisalze; schwächere Lösungen der letzteren, die der Concentration des Blutserums nahe stehen, haben keinen merklichen Einfluss auf die Reizbarkeit. Manche Stoffe, die gewöhnlich nicht als Reize wirken, wie das reine Wasser und einige schwere Metallsalze, machen trotzdem bald die Erregbarkeit sinken. Entgegengesetzt der Imbibition mit Wasser wirkt nach Harless das Vertrocknen des Nerven, indem es ein rasches Steigen der Erregbarkeit bedingt, das jedoch späterhin einem ebenso schnellen Sinken derselben Platz macht. In vielen Fällen ist bei diesen chemischen Einwirkungen das Sinken der Erregbarkeit durch die Abtödtung des Nerven bewirkt, in andern Fällen aber, namentlich wenn die Nervensubstanz chemisch weniger alterirt wird, ist dasselbe vorübergehend und kann

*) Weber, Art. Muskelbewegung. Kronecker, de ratione qua musculorum defatigatio ex labore eorum pendeat, Berolini 1863. Leber, Zeitschr. f. rat. Med., 1863.

**) Schelske, über die Veränderungen der Erregbarkeit der Nerven durch die Wärme, Heidelberg 1860. Harless, Zeitschr. f. rat. Med. 3. R. Bd. 8.

durch Einwirkungen entgegengesetzter Art wieder aufgehoben werden: so z. B. schwindet die Herabsetzung der Erregbarkeit durch Wasserimbibition bei der Verdunstung des Wassers oder bei der Einwirkung einer Salzlösung von mässiger Concentration.

Den chemischen Agentien schliessen sich gewisse Gifte an, die man wegen ihrer besondern Einwirkung auf die Erregbarkeit der Nerven als specifische Nervengifte zu bezeichnen pflegt. Die meisten dieser Gifte wirken jedoch weniger auf die Nervenfasern selbst als auf die Centralapparate, mit welchen dieselben in Verbindung stehen, indem sie die Reizempfänglichkeit derselben bald erhöhen bald erniedrigen, wie z. B. Strychnin, Opium, Blausäure, Chloroform u. s. w. Von der Wirkung dieser Gifte werden wir daher erst bei der Function der Centralorgane zu handeln haben. Hier bleibt uns nur ein Gift, das durch seine eigenthümliche Wirkung auf die Nervenfasern sich auszeichnet, das Curare oder amerikanische Pfeilgift, kurz zu besprechen. Das Curare ist desshalb von besonderer physiologischer Bedeutung, weil es, wie Cl. Bernard entdeckt hat, die Eigenschaft besitzt die Reizempfänglichkeit der Nervenfaser bedeutend zu schwächen und sehr bald gänzlich zu vernichten, während die Reizbarkeit der Muskelfaser nahezu ungeändert bleibt. Der Grund dieser Vernichtung der Nervenerregbarkeit liegt offenbar zunächst nicht in einer wirklichen Abtödtung der Nerven, da die elektromotorischen Eigenschaften nicht verloren gehen, sondern, wie v. Bezold nachgewiesen hat, bloss in einer verminderten und zuletzt gänzlich aufgehobenen Leitungsfähigkeit der Nervenfasern. Vor dem gänzlichen Erlöschen der Erregbarkeit nimmt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit immer mehr ab; war die Vergiftung nicht zu intensiv, so stellt sich allmälig die Erregbarkeit wieder ein. Aus diesem Einfluss des Curare auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit erklärt sich auch die Verschiedenheit seiner Wirkung gegenüber der Nerven- und Muskelfaser. Bei der Muskelfaser handelt es sich immer nur entweder um Fortpflanzungen des Reizes über sehr kleine Entfernungen oder um Contractionen der vom Reize selbst getroffenen Muskelstrecken. Die ersteren werden erst sehr spät, die letzteren niemals durch die Hemmung der Fortpflanzungsfähigkeit beeinträchtigt.

Das verschiedene Verhalten der Nerven und Muskeln mit Curare vergifteter Thiere gegenüber elektrischen und andern Reizen glaubte man bei seinem ersten Bekanntwerden für die Frage nach der sogenannten Muskelirritabilität unmittelbar entscheidend. In dieser Richtung wurden ausser von Bernard namentlich von Kölliker die Vergiftungsversuche mit Curare verwerthet. Nach den Thatsachen, die wir kennen gelernt haben, besitzen wir aber heute für die Existenz einer selbstständigen Reizbarkeit der Muskelfaser Beweismittel von ganz anderer Stärke als solche vieldeutige Vergiftungsversuche. Darauf dass die dauernde Contraction während seines Durchflossenseins vom constanten Strom auf eine dem Muskel eigenthümliche Reizbarkeit mit Bestimmtheit hinweise, habe ich zuerst aufmerksam gemacht. Die Versuche von Bezold's und Aeby's über das

Verhalten des Muskels im Elektrotonus und über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizung im Muskel haben dann die früher besprochenen eigenthümlichen Unterschiede in dem Verhalten der Nerven und der Muskeln gegen Reize kennen gelehrt *).

Die Veränderungen der Erregbarkeit beim Absterben schreiten nach einem von Ritter und Valli festgestellten Gesetze im Nerven, so lange er mit dem Centralorgan in Verbindung bleibt, von seiner Endigung im Centralorgan gegen seine Peripherie fort und bestehen in einer allmäligen Abnahme der Erregbarkeit. Wird ein Nerv durchschnitten, so beginnt das Absterben an dem durchschnittenen Querschnitt: es besteht aber dann die Veränderung zunächst in einer von den Querschnitt ausgehenden Erhöhung der Erregbarkeit, die erst langsam der Verminderung derselben Platz macht. Die Ursache dieser erregbarkeitserhöhenden Wirkung des Querschnitts ist noch unbekannt. Dagegen erklärt sich aus derselben sowie aus ihrem Uebergehen in die Erregbarkeitsabnahme der Verlauf des Zuckungsgesetzes beim Absterben. In einem Nerven N N', an welchem sich bei N der künstliche Querschnitt, bei N' der Muskel befindet, wird nämlich, wie bemerkt, die Erregbarkeit sogleich nach der Anlegung des Querschnitts bei N am beträchtlichsten und dann gegen N' in abnehmendem Masse gesteigert.

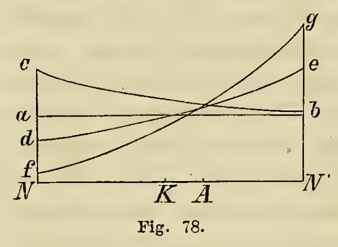


Fig. 78.

War also während des Zusammenhangs mit dem lebenden Organismus die Erregbarkeit durch die der Abscisse N N' parallele a b ausgedrückt, so wird sie nun gegen die nach N' hin convex abfallende Linie c b dargestellt. In einem späteren Stadium aber sinkt die Erregbarkeit bei N und steigt dafür gegen N' hin, die Curve d e versinnlicht dieses Verhältniss. In einem letzten Stadium endlich ist, wie die Curve f g zeigt, die Erregbarkeit bei N fast auf Null herabgesunken und hat dafür bei N' beträchtlich zugenommen. Sind nun A und K die Elektroden eines constanten Stroms, so sieht man leicht, dass im 1. Stadium die Elektrode K stärker wirken muss als A, umgekehrt im 3. Stadium A stärker als K, während im 2. Stadium beide Wirkungen einander gleich sind. Da aber die Schliessungsreizung nach §. 193 nur an der Kathode und umgekehrt die Oeffnungsreizung nur an der Anode erfolgt, so heisst dies, wenn wieder A Anode und K Kathode bedeutet: bei aufsteigendem Strom erfolgt im 1. Stadium des Absterbens nur Schliessungszuckung, im 2.

*) Bernard, leçons sur les effets des substances toxiques, Paris 1857. Kölliker, Archiv f. path. Anatomie Bd. 10. v. Bezold, Archiv für Anatomie u. Physiologie, 1860. Ueber die Geschichte der Irritabilitätslehre vergl. Wundt, Lehre von der Muskelbewegung.

Schliessungs- und Oeffnungszuckung, im 3. nur Oeffnungszuckung. Umgekehrt verhält es sich bei absteigendem Strom. Hieraus ergibt sich, dass das Zuckungsgesetz durch allmäliges Absterben identisch ist mit dem Zuckungsgesetz bei wachsender Stromstärke.

Auf die Erregbarkeitserhöhung im Anfang des Absterbens hat zuerst Rosenthal aufmerksam gemacht. Ihre Abhängigkeit vom Querschnitt hat Heidenhain nachgewiesen. Dass das Zuckungsgesetz als Function des Absterbens identisch ist mit dem Zuckungsgesetz als Function der Stromverstärkung liess sich aus den älteren Beobachtungen folgern. Erst v. Bezold und Rosenthal haben aber bemerkt, wie dies aus dem Verlauf des Absterbens an den verschiedenen Punkten des Nerven abgeleitet werden kann *)

§. 196. Arbeit der Muskeln.

Indem die Muskeln durch Reize in Zusammenziehungen versetzt werden, leisten sie Arbeit. Abgesehen von den in den vorigen §§. erörterten Bedingungen der Erregung und der Erregbarkeit ist die Arbeit eines Muskels abhängig von den Dimensionen desselben. Die Arbeit ist nämlich bestimmt durch die Kraft und die Grösse der Verkürzung. Die Kraft der Muskelzusammenziehung aber ist proportional dem Querschnitt, die Grösse der Muskelzusammenziehung oder die Hubhöhe proportional der Länge des Muskels. Die Muskelkraft misst man an den Gewichten, die von gleich langen Muskeln auf gleiche Höhen gehoben werden. Als allgemein vergleichbares Maass der Muskelkraft wählt man dabei zweckmässig dasjenige Gewicht, welches ein Muskel von der Einheit des Querschnitts gerade noch zu heben vermag; als vergleichbares Maass der Hubhöhe kann man hingegen diejenige Verkürzungsgrösse nehmen, um welche ein Muskel von der Einheit der Länge sich ohne jede Belastung zusammenzieht. So fand Ed. Weber die Kraft eines Froschmuskels (des musc. hyoglossus) für 1 Quadratcentim. Querschnitt gleich 692,2 Grmm., nach Valentin schwankt dieselbe bei verschiedenen Froschmuskeln zwischen 747 und 1805 Grmm. Die Kraft des Wadenmuskels vom Menschen schätzt Weber auf 1 Kilogr. für 1 Quadratcentim. Die grösste Hubhöhe fand Weber am ausgeschnittenen Froschmuskel im Mittel gleich 72 proc. seiner Länge, sie schwankte zwischen 65 und 85 proc. Der Muskel erreicht jedoch diese bedeutenden Hubhöhen nur dann, wenn mehrere rasch auf einander folgende Reize sich summiren (bei tetanischen Zusammenziehungen).

Zur Feststellung der relativen Muskelkraft muss man die Kräfte der in Vergleich gezogenen Muskeln auf die Einheit des Querschnitts reduciren. Dies geschieht, indem man das von einem Muskel gehobene Gewicht durch den Querschnitt des Muskels dividirt. Man erhält aber den Querschnitt, indem man den

*) von Bezold und Rosenthal, Archiv für Anatomie und Physiologie, 1859.

Muskel wägt und sein specifisches Gewicht bestimmt, dann hieraus (durch Division des specifischen in das absolute Gewicht) sein Volum berechnet und endlich das Volum durch die Länge theilt. Die relative Hubhöhe wird festgestellt, indem man nach Weber einfach die Verkürzung in Procenten der Muskellänge ausdrückt.

Von der einem Muskel möglichen Kraft und Hubhöhe ist die Arbeitsgrösse desselben abhängig. Unter dieser versteht man das Product des geförderten Gewichtes in die Strecke, um die es gefördert wird. Die Arbeitsgrösse wächst also, da das Gewicht mit dem Querschnitt und die Hubhöhe mit der Länge zunimmt, proportional dem Volum des Muskels. Die Arbeitsgrösse ist null, wenn der Muskel gar keine Last trägt, oder wenn die Last so gross ist, dass der Muskel dadurch an der Verkürzung verhindert und also die Hubhöhe null wird. Das Maximum der Arbeitsgrösse liegt bei mittleren Graden der Verkürzung und der Belastung. Mit zunehmender Ermüdung tritt dieses Maximum bei immer niedrigeren Belastungen ein. Von wesentlichem Einflusse auf die Arbeitsgrösse ist endlich der Umstand, ob der Muskel eine ruhende Last in Bewegung setzt, oder ob er eine zuvor bewegte Masse noch weiter beschleunigt. Im ersteren Fall ist ohne Zweifel wegen der Ueberwindung der Trägheit des Gewichtes die Arbeitsgrösse eine geringere.

Als Effect der Muskelarbeit bezeichnen wir die Gesammtsumme der durch eine Reihe auf einander folgender Contractionen geleisteten Arbeitsgrössen. Der Effect ist daher abhängig von der Zeit der Arbeit, von der Geschwindigkeit, mit der sich während derselben die einzelnen Verkürzungen folgen, und von der bei jeder einzelnen Verkürzung geleisteten Arbeitsgrösse. Der Effect ist wie die Arbeitsgrösse von der Ermüdung bestimmt. Nur wenn die Pausen zwischen den einzelnen Verkürzungen des arbeitenden Muskels so gross sind, dass eine vollständige Erholung stattfinden kann, wird die Arbeit eine vollkommen gleichmässige, und der Effect ist dann nur abhängig von der Zeitdauer der Arbeit, zugleich ist aber hierbei wegen der Länge der Erholungspausen die in einer gegebenen Zeit geleistete Arbeit eine sehr kleine.

Bezeichnet man die Last mit p und die Hubhöhe mit h, so wird die Arbeitsgrösse durch das Product p h ausgedrückt. Sind die auf einander folgenden Höhen, auf die das Gewicht p gefördert wird, h_1, h_2, h_3 u. s. w., so ist ferner der Effect gleich $p\ (h_1 + h_2 + h_3 \ldots)$ *)

B. Innere Vorgänge der Nerven- und Muskelthätigkeit.

§. 197. Elektrische Vorgänge in den Nerven und Muskeln bei ihrer Thätigkeit.

Jede Thätigkeit der Nerven oder Muskeln gibt sich durch eine Veränderung ihrer elektrischen Eigenschaften kund. Diese Veränderung be-

*) Ed. Weber, Art. Muskelbewegung. Wundt, Lehre von der Muskelbewegung.

steht bei jeder einigermassen dauernden Thätigkeit in einer Abnahme der nach aussen wirksamen elektromotorischen Kräfte. Man bezeichnet daher diese Veränderung des elektrischen Verhaltens bei der Thätigkeit als negative Schwankung des Nerven- und Muskelstroms.

Die negative Schwankung lässt sowohl mit dem Galvanometer wie mit dem stromprüfenden Froschschenkel sich nachweisen. Sie besteht, wie die Untersuchung am Galvanometer lehrt, nur in einer Abnahme, nicht in einer Umkehr des natürlichen Nerven- und Muskelstroms; und diese Abnahme des Stromes ist, wie das Verhalten des stromprüfenden Froschschenkels zeigt, keine continuirliche, sondern sie besteht aus einer grossen Menge sehr schnell auf einander folgender einzelner negativer Schwankungen. Der Beweis hiefür lässt jedoch nur an dem durch Reizung seines Nerven in Thätigkeit versetzten Muskel sich liefern. Jede Zuckung eines Muskels erregt an einem auf denselben in wirksamer Anordnung (über Längs- und Querschnitt) aufgelegten stromprüfenden Froschschenkel eine secundäre Zuckung, ein durch schnell auf einander folgende Reize hervorgerufener Tetanus des Muskels erzeugt unter den gleichen Bedingungen einen secundären Tetanus. Ein solcher ist aber nach dem allgemeinen Gesetz der Nervenerregung nur möglich, wenn der elektrische Vorgang in dem gereizten Muskel selbst kein continuirlicher ist, sondern aus einer Menge einzelner Stromschwankungen besteht. Eine derartige Discontinuität des elektrischen Vorgangs im Muskel wird ausserdem durch alle jene früher (§. 187) namhaft gemachten Thatsachen bewiesen, aus welchen sich die Zusammensetzung des Tetanus aus einer Menge einzelner Zuckungen ergibt. Für den Nerven kann jedoch das nämliche nur nach Analogie mit dem Muskel erschlossen werden. Denn es ist zwar möglich durch Berührung von Längs- und Querschnitt des Nerven mit dem stromprüfenden Froschschenkel bei eintretender elektrischer Nervenreizung secundäre Zuckung und secundären Tetanus hervorzurufen, aber diese rühren nachweisbar vom elektrotonischen Zustand und nicht von der negativen Schwankung her, denn sie treten auch ein, wenn man den stromprüfenden Nerven unwirksam (auf symmetrische Punkte zum Aequator) auflegt, und ihre Stärke ist, wie die des elektrotonischen Zuwachses, abhängig von der Entfernung der abgeleiteten von der gereizten Stelle. Durch mechanische, chemische und thermische Reize aber hat noch keine secundäre Zuckung erhalten werden können. Es scheint hiernach, dass überhaupt die negative Schwankung des Nervenstroms zu schwach ist, um eine secundäre Erregung zu bewirken, jedenfalls wird sie durch die Wirkung des elektrotonischen Zuwachses bedeutend übertroffen.

Die negative Schwankung ist ein von dem elektrotonischen Zustand der Nerven oder Muskeln durchaus verschiedener Vorgang. Sie tritt bei allen möglichen, mechanischen, chemischen, thermischen, Reizen ein,

während der elektrotonische Zustand nur bei elektrischen Reizen vorkommt. Bei der Reizung des Nerven mit rasch auf einander folgenden elektrischen Schlägen ist daher auch die negative Schwankung neben dem Elektrotonus zu beobachten, und der Erfolg am Galvanometer ist von der Richtung der einzelnen Stromstösse abhängig, indem, wenn diese so gerichtet sind, dass sie positive Phase erzeugen, entweder nur eine schwache Abnahme oder sogar noch eine kleine Zunahme des Nervenstroms eintritt, während durch die negative Phase die negative Schwankung erheblich verstärkt wird. Ziemlich frei von diesen Einflüssen des Elektrotonus erhält man die negative Schwankung nur dann, wenn man den Nerven mit abwechselnd gerichteten Stromstössen tetanisirt, so dass sich die beiden Phasen des Elektrotonus nahezu compensiren. An dem durch Reizung seines Nerven in Tetanus versetzten Muskel fällt diese Vermengung mit dem Elektrotonus natürlich vollständig weg, da der Elektrotonus sich nicht vom Nerven auf den Muskel fortpflanzt.

Der zeitliche Verlauf der negativen Schwankung ist bis jetzt nur sehr unvollständig ermittelt. Nach den Untersuchungen v. Bezold's beginnt die elektrische Veränderung unmittelbar mit oder in verschwindend kurzer Zeit nach der Reizung. Den Verlauf der Veränderung hat man früher vermuthungsweise als eine bei jedem einzelnen Reizstoss geschehende Abnahme der nach aussen wirkenden Kräfte aufgefasst, die in sehr kurzer Zeit wieder durch ein Zurückkehren derselben zur früheren Stärke sich ausgleiche. Da jedoch die am Galvanometer zu beobachtende negative Schwankung sich aus einer sehr grossen Zahl von Einzelwirkungen zusammensetzt, nämlich nicht bloss aus den während der Dauer des thätigen Zustands rasch auf einander folgenden Einzelschwankungen sondern auch aus den veränderlichen Wirkungen jeder einzelnen dieser Schwankungen, so lässt sich natürlich über den Verlauf der letzteren aus jenem Totaleffect auf das Galvanometer und den stromprüfenden Froschschenkel noch nichts aussagen. Deuten wir z. B. die Abnahme des Stroms durch eine unter die Abscisse A B (Fig. 79) herabsteigende Curve, die Zunahme desselben durch eine über die Abscisse ansteigende Curve an, so kann eine Abnahme der Gesammtwirkung ebensowohl durch die in 1 wie durch die in 2 dargestellte Anordnung der Einzelwirkungen geschehen, obgleich diese dort periodisch über die Abscisse sich erheben, während sie hier immer unter derselben bleiben. Nachdem man sich früher die Vorgänge bei der negativen Schwankung stets nach dem letzteren Schema, wobei keine einzige Periode der Schwankung positiv wird, vorgestellt hatte, ist neuerdings der Versuch gemacht worden, jede einzelne Schwankung noch einmal in kleinere Perioden zu

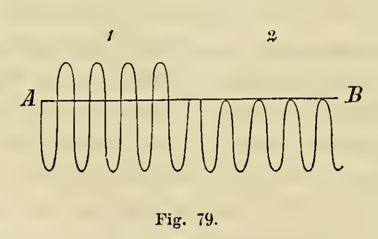


Fig. 79.

trennen. Für den Nerven ist dies bis jetzt nicht gelungen und auch kaum versucht worden. Man kennt daher hier immer nur die negative Gesammtwirkung. Beim Muskel dagegen machte Meissner zuerst die Beobachtung, dass ein einzelner Reiz häufig statt der negativen eine positive Schwankung erzeugt. Diese Beobachtung ist nur zu erklären, wenn man annimmt, dass in der That die Curve der Einzelschwankungen in der in 1 dargestellten Weise in einer bestimmten Periode ihres Verlaufs sich über die Abscisse erhebt: je nachdem diese Erhebung mehr oder weniger bedeutend ist, ist es dann erklärlich, wie eine positive oder eine negative oder auch gar keine Schwankung zur Beobachtung kommt; im Allgemeinen scheint bei durch grössere Pausen getrennten Einzelzuckungen der positive, bei rascher sich folgenden Einzelzuckungen der negative Abschnitt der Schwankungscurve zu überwiegen. Ueber die nähere Gestalt dieser Curve widersprechen sich noch die Angaben der Beobachter. Nach den, wie es scheint, methodisch zuverlässigeren Versuchen von Holmgren hat die Curve der Einzelschwankungen gewöhnlich den in der Fig. 79, 1 gezeichneten Verlauf, d. h. in einer ersten unmittelbar dem Reiz folgenden, der Zeit der latenten Reizung entsprechenden Periode ist sie negativ, in einer zweiten, mit der Contraction des Muskels zusammenfallenden Periode ist sie positiv, und in der dritten, der Periode der Wiederausdehnung des Muskels, ist sie noch einmal negativ. Nach Meissner und Cohn würde der Verlauf gerade der entgegengesetzte sein. Ob derselbe, wie die letzteren Beobachter behaupten, wesentlich von der Formänderung des Muskels bedingt ist, ist noch nicht durch hinreichend zuverlässige Versuche festgestellt.

Die negative Schwankung des Nerven- und Muskelstroms ist von du Bois als die dem thätigen Zustand dieser Gewebe eigenthümliche Veränderung ihrer elektrischen Eigenschaften nachgewiesen worden. Du Bois zeigte, dass dieselbe bei jeder Art von Reizung eintritt, und dass ihr Erscheinen nur bei elektrischer Reizung des Nerven durch die Phasen des Elektrotonus getrübt wird. Von besonderem Interesse ist der Nachweis, dass auch bei reflectorischer oder willkürlicher Innervation die negative Schwankung zu beobachten ist. Um die negative Schwankung bei reflectorischem Tetanus zu zeigen, vergiftete du Bois einen Frosch mit Strychnin, das, wie wir später (Physiol. der Centralorgane, §. 237) sehen werden, die Reflexerregbarkeit des Rückenmarks beträchtlich steigert; er präparirte dann den Ischiadicus frei und brachte Längs- und Querschnitt desselben auf die Bäusche der stromprüfenden Vorrichtung; im Moment, wo der Frosch in Tetanus gerieth, kehrte die Nadel des Galvanometers gegen den Nullpunkt zurück. Die negative Schwankung bei willkürlicher Innervation wies du Bois an den Muskeln des lebenden Menschen nach. Er brachte in die beiden Zuleitungsgefässe des Galvanometers symmetrische Theile (z. B. die beiden Hände) und liess, nachdem die erste durch die Hautströme erzeugte Wirkung vorübergegangen war, auf der einen Seite die Muskeln in Contraction versetzen: es trat nun re

gelmässig ein Strom von der nicht erregten zur erregten Seite ein, d. h. die nach aussen wirkende elektromotorische Kraft der letzteren hatte abgenommen *).

Für den Muskel hat du Bois noch besonders den Beweis geliefert, dass die negative Schwankung desselben nicht von der Gestaltänderung bei der Zusammenziehung herrührt. Er spannte den Muskel so aus, dass er an jeder Gestaltänderung verhindert war, und beobachtete bei Reizung des Nerven trotzdem die negative Schwankung. An diesen Versuch haben neuerlich die Beobachtungen über die Beschaffenheit der Schwankung in ihren einzelnen Perioden sich angeknüpft. Meissner nämlich theilte Beobachtungen mit, nach welchen ein dem von du Bois angegebenen gerade entgegengesetzter Erfolg gewöhnlich eintrat: der an der Zusammenziehung verhinderte Muskel gab ihm bei seiner Reizung positive Schwankung. Meissner wurde daher auf den Gedanken geführt, den Einfluss der Gestaltänderungen für sich, abgesehen von der Reizung zu untersuchen. Er fand hierbei, dass meistens die Zusammendrückung des Muskels von einer negativen, seine Ausdehnung von einer positiven Schwankung begleitet war. Er schloss daher aus dieser und der obigen Beobachtung, dass der thätige Zustand des Muskels durch positive Entladungen sich kennzeichne, und dass die gewöhnlich erscheinende negative Schwankung nur Folge der Gestaltveränderung sei. Doch ergaben sich zuweilen auch abweichende Resultate. Ueberhaupt aber haben diese Versuche über den Einfluss der Gestaltänderungen des Muskels mit grossen methodischen Schwierigkeiten zu kämpfen, da jede mechanische Zerrung der Muskelfasern leicht selbst erregend wirken kann, und da eine Compression in der Längsrichtung der Fasern bei dem weichen, leicht sich biegenden Muskelgewebe kaum ausführbar ist. Holmgren gieng bei seinen unter du Bois' Leitung angestellten Versuchen von dem Gedanken aus, es möchte in den Meissner'schen Beobachtungen eine Hindeutung auf ein verschiedenes Verhalten der Schwankung in den einzelnen Zeiträumen der Erregung enthalten sein. Er suchte daher diese Zeiträume zu isoliren, indem er den Muskel durch seine Zuckung seinen nach dem Galvanometer abgeleiteten Strom im geeigneten Augenblick unterbrechen oder schliessen liess. So erhielt er die angeführten Resultate, welche den nach Meissner's Hypothese zu erwartenden gerade entgegengesetzt sind **).

Einen andern Theil der Untersuchung über den Verlauf der Schwankung hatte schon lange zuvor Helmholtz in Angriff genommen, nämlich die Frage, in welchem Moment nach geschehener Reizung die Schwankung beginnt. Helmholtz legte den Nerv eines Muskels B über Längs- und Querschnitt eines andern Muskels A, der durch einen Oeffnungsinductionsschlag gereizt wurde. Die so entstehende secundäre Zuckung des Muskels B liess er am Myographion aufzeichnen und mass nach der früher angeführten Methode die Zeit, die vom Moment der Reizung bis zum Beginn der Zuckung verfloss. Diese Zeit war zusammengesetzt 1) aus der Dauer der Fortpflanzung des Reizes in den Nerven der zwei Muskeln A und B, 2) aus der Dauer der latenten Reizung im Muskel A und 3) aus der vom Reiz bis zum Beginn der Schwankung des Muskelstroms verfliessenden Zeit des Muskels B. Da die Zeiträume 1 und 2 aus andern Ver-

---

*) Du Bois-Reymond, Untersuchungen über thierische Elektricität, Bd. 2, und Monatsberichte der Berliner Akademie, 1851 u. 1853.

**) Meissner, Zeitschr. f. rat. Med., 3. R. Bd. 12. Meissner und Cohn, ebend. Bd. 15. Holmgren, Centralblatt für die med. Wissenschaften, 1864.

suchen bekannt waren, so ergab sich damit auch der gesuchte Zeitraum 3. Helmholtz fand denselben ungefähr gleich $^1/_{200}$ Sec. von Bezold wies jedoch nach, dass im Nerven selbst vom Stattfinden des Reizes bis zum Beginn der Erregung eine Vorbereitungszeit von etwa $^1/_{200}$ Sec. verfliesst (s. §. 193), und er schloss hieraus, dass der Beginn der negativen Schwankung des Muskelstroms mit dem Moment der Reizung des Muskels zusammenfällt *).

Im Anfang seiner Untersuchungen liess du Bois unentschieden, ob die negative Schwankung bloss ein Zeichen der Abnahme oder ein Zeichen der Umkehr des Nerven- und Muskelstroms sei. Bei der Anwendung polarisirbarer Elektroden liess sich diese Frage nicht unmittelbar beantworten, da hier der negative Ausschlag bei der Stromabnahme durch die eingetretene Polarisation bedingt sein kann. Doch bewies Ranke schon, dass es sich immer nur um eine Stromabnahme handle, indem er den Muskel oder Nerven erst nach eingetretener Erregung in den Galvanometerkreis einschaltete. Bei der Anwendung unpolarisirbarer Elektroden ergibt sich dieselbe Thatsache unmittelbar aus der Beobachtung **).

Wir müssen zur Erklärung der Stromesschwankungen in gereizten Nerven und Muskeln eine rasch geschehende oscillatorische Zu- und Abnahme der elektromotorischen Kräfte der einzelnen Molecüle annehmen. Gewöhnlich setzt man voraus, diese oscillatorische Zu- und Abnahme sei durch oscillatorische Bewegungen der Molecüle bedingt. Die einfachste Vorstellung wäre hierbei die, dass man sich die Molecüle abwechselnd positiv und negativ peripolar werdend dächte. Nach der Veränderung der Schwankung in ihren einzelnen Phasen würde die hypothetische Vorstellung dieser oscillatorischen Bewegung noch genauer zu fixiren sein.

§. 198. Elasticitätsveränderungen der Muskeln bei ihrer Zusammenziehung.

Die Muskeln erfahren, indem sie bei ihrem Uebertritt in den thätigen Zustand ihre Form verändern, eine Verminderung ihrer Elasticität, die mit der Grösse der Zusammenziehung wächst, und die ganz ausbleibt, wenn der Muskel durch eine äussere Gewalt an der Zusammenziehung gehindert wird. Der thätige Muskel ist also dehnbarer als der ruhende. Diese grössere Dehnbarkeit kommt aber nicht dem thätigen Zustand als solchem zu, sondern sie ist bloss eine die Verkürzung begleitende, mit ihr zu- und mit ihr abnehmende Erscheinung.

Das Gesetz, nach welchem der Muskel durch äussere Kräfte seine Form ändert, scheint im verkürzten Zustand dasselbe zu sein wie beim ruhenden Muskel, auch hier wächst innerhalb engerer Grenzen die Dehnung der Belastung proportional, nimmt dann aber wahrscheinlich innerhalb weiterer Grenzen etwas langsamer zu.

---

*) Helmholtz, Monatsberichte der Berliner Akademie, 1854. von Bezold, Untersuchungen über die elektrische Reizung der Nerven und Muskeln, Leipzig 1861.

**) Du Bois-Reymond, Archiv für Anatomie und Physiologie, 1861. Ranke, ebend. 1862.

Dass die Elasticität des thätigen Muskels abnimmt, hat zuerst Ed. Weber gefunden. Er schloss dies aus Versuchen, in welchen er den befestigten musc. hyoglossus des Frosches bei verschiedenen Belastungen sich verkürzen liess und den Unterschied der Verkürzungsgrade mit dem beim ruhenden Muskel gefundenen Unterschied der durch die gleichen Gewichte erzeugten Dehnungen verglich. Es ergab sich so, dass z. B. der Unterschied der Erhebungshöhen bei 1 Gr. und 2 Gr. viel beträchtlicher war als der Unterschied der durch diese Gewichte hervorgerufenen Dehnungen. Da nun die Annahme gerechtfertigt ist, dass ein ohne Belastung contrahirter Muskel durch den Zug eines Gewichtes dieselbe Länge bekommen würde, die er bei der Hebung des Gewichtes unmittelbar annimmt, so darf aus jenem Resultat in der That die angegebene Elasticitätsänderung erschlossen werden, vorausgesetzt dass es gelingt den Einfluss der Ermüdung zu eliminiren, die abgesehen von jeder Elasticitätsminderung den Grad der Verkürzung allmälig abnehmen lässt. Weber suchte letzteres zu erreichen, indem er, unter der Annahme dass die Ermüdung proportional der Zeit vorwärts schreite, auf gleiche Ermüdungsstufen reducirte, indem er also z. B. das Mittel aus einem ersten und dritten Versuch bei gleicher Belastung mit einem zweiten verglich, bei welchem der Muskel ein anderes Gewicht trug. Zur Hervorrufung der Zusammenziehung wurde in allen Versuchen der tetanische Reiz eines elektromagnetischen Rotationsapparates angewandt. Weber hielt die Elasticitätsänderung für eine dem thätigen Zustand als solchem zukommende Erscheinung und glaubte daher, dass die elastische Kraft mit der Contractionskraft identisch sei. Eine Begründung der letzteren Hypothese, welcher die Art der Elasticitätsänderung geradezu zu widersprechen scheint, hat Weber nicht gegeben. Volkmann erhob gegen die Weber'schen Versuche den Einwand, dass in denselben der Einfluss der Ermüdung nicht vollständig eliminirt sei, und dass dieselben daher nicht geeignet seien, mit Sicherheit auf die behauptete Elasticitätsabnahme schliessen zu lassen. Er stellte Versuche an, aus welchen hervorzugehen schien, dass der Muskel schon während der Zusammenziehung ermüde, und zwar um so mehr, ein je grösseres Gewicht er trage. Liess er nämlich den Muskel das Gewicht nicht während der ganzen Verkürzung, sondern nur während des letzten Stadiums derselben tragen, so war die Verkürzung viel bedeutender. Dabei wandte aber Volkmann nicht wie Weber tetanische Reizung sondern momentane Reizung durch einen einzigen Oeffnungsinductionsschlag an. Der Muskel wurde daher hier nicht wie dort in eine neue Gleichgewichtslage übergeführt, sondern es wurde ihm durch den momentanen Reiz eine plötzliche Wurfbewegung mitgetheilt. Weber hat darauf hingewiesen, dass dieses Moment auf das Resultat von wesentlichem Einflusse sein dürfte. Die Angaben Weber's über das Gesetz der Dehnungen des thätigen Muskels sind nicht vollkommen übereinstimmend. Er fand namentlich dieses Gesetz wechseln je nach dem Grad der Ermüdung. Es ist wahrscheinlich, dass die Verschiedenheit der Resultate in diesen Fällen nur von der nicht gelungenen Elimination der Ermüdung herrührt*).

Dass die Elasticitätsverminderung des Muskels nicht dem thätigen Zustand an sich zukomme, sondern bloss die Verkürzung begleite, bewies ich, indem ich den Muskel durch Ueberlastung an der Verkürzung verhinderte. Es hätte nun im

*) Ed. Weber, Art. Muskelbewegung in Wagners Handwörterb., Bd. 3, 1. Die Polemik zwischen Volkmann und Weber im Archiv f. Anatomie u. Physiol. 1857—1860.

Moment der Reizung eine der Elasticitätsabnahme entsprechende Verlängerung eintreten müssen, was niemals der Fall war. Das nämliche Ergebniss erhielt ich durch Schwingungsversuche. Wurde der Muskel in Torsionsschwingungen versetzt, so trat immer erst bei eintretender Verkürzung eine die Elasticitätsverminderung anzeigende Abnahme der Schwingungsdauer ein. Zugleich ergab sich bei diesen Versuchen, dass die Elasticitätsverminderung mit dem Grad der Verkürzung zunahm. Um das Gesetz der Dehnungen während des thätigen Zustandes zu studiren, benützte ich den Muskel des lebenden Thiers, bei welchem die Ermüdung sich weniger geltend macht, so dass während einer Versuchsreihe bei der Rückkehr zu den anfänglichen Belastungen leicht der Verkürzungsgrad ungeändert bleibt. Es ergab sich hierbei, dass das Elasticitätsgesetz des thätigen Muskels mit demjenigen des ruhenden übereinstimmt. Die Vorstellung, die hieraus hinsichtlich des Zusammenhangs der Elasticitätsänderung mit der Contraction hervorgeht, ist eine der Weber'schen Hypothese gerade entgegengesetzte: wir müssen nothwendig annehmen, dass die elastischen Kräfte von den Contractionskräften verschieden sind, da die letzteren ja dem thätigen Zustand an sich zukommen, unabhängig von der Verkürzung. Die Abnahme der elastischen Kräfte bei der Contraction lässt sich auffassen als eine Folge der Zusammendrückung, die der Muskel bei der Verkürzung in der Richtung der Länge seiner Fasern erfährt *).

§. 199. Wärmeentwicklung der Muskeln bei ihrer Thätigkeit.

Jeder Muskel zeigt während seiner Thätigkeit eine schwache Wärmeentwicklung. Nach Helmholtz wird die Temperatur der Muskeln eines Froschschenkels in Folge einer mehrere Minuten dauernden tetanischen Contraction um 0,14—0,18 °C. erhöht. Es verhält sich jedoch mit dieser Wärmeveränderung ähnlich wie mit der negativen Schwankung des Muskelstroms beim Tetanus. Verfolgt man nämlich die Wärmeveränderung während einer einzigen Zuckung, so zeigt sich dieselbe aus einer negativen und einer positiven Wärmeschwankung, aus einer Ab- und Zunahme der Wärme, zusammengesetzt. Unmittelbar nach der Reizung tritt die negative Wärmeschwankung ein, der dann, während der Contraction und noch einige Zeit nach der Wiederausdehnung andauernd, die positive Schwankung nachfolgt. Die Wärmeentwicklung steht ferner mit der mechanischen Arbeit des Muskels in einer nach dem Princip der Erhaltung der Kraft zu erwartenden Wechselbeziehung: bei gleichbleibendem Reiz ist die Wärmeentwicklung grösser, wenn der Muskel fixirt und an der Verkürzung verhindert ist, als wenn er frei sich verkürzen kann. Wenn man einen Muskel bei auf einander folgenden Contractionen mit steigenden Gewichten belastet, so wächst mit der Arbeit zugleich die Wärmeentwicklung bis zu einer gewissen Grenze, um von da an wieder abzunehmen; das Wärmemaximum liegt aber bei einer geringeren Belastung als das Arbeitsmaximum.

---

*) Wundt, Lehre von der Muskelbewegung, Braunschweig 1858.

Becquerel und Breschet haben zuerst das Steigen der Temperatur während der Thätigkeit durch thermoelektrische Messung beobachtet. Durch exactere Versuche stellte Helmholtz dieselbe Thatsache am ausgeschnittenen Froschschenkel fest. Zugleich prüfte er den Nerven auf eine etwaige Wärmeentwicklung während des thätigen Zustandes, vermochte aber eine solche nicht nachzuweisen. Die negative Wärmeschwankung im Anfang der Zuckung wurde von Heidenhain und Solger sowie ziemlich gleichzeitig von Thiry und Meyerstein nachgewiesen. Hinsichtlich des Zusammenhangs zwischen Wärmeentwicklung und Arbeit ist das Resultat, welches neuerlich Heidenhain am Froschschenkel feststellte, dass nämlich die Wärmeentwicklung grösser ist, wenn der Muskel an der Verkürzung verhindert wird, schon früher von Béclard an den Muskeln des lebenden Menschen erhalten worden *).

§. 200. Chemismus der Nerven- und Muskelthätigkeit.

Die Thätigkeit der Nerven und Muskeln ist von einem lebhaften chemischen Processe begleitet, auf dessen Beschaffenheit sich aus der veränderten Zusammensetzung der Gewebe und aus den Producten, welche der Stoffwechsel derselben liefert, zurückschliessen lässt. Bis jetzt ist dieser Process nur in Bezug auf die Muskeln einigermassen erforscht; hinsichtlich der Nervenelemente sind bloss vereinzelte Thatsachen bekannt, die ein analoges Verhalten derselben vermuthen lassen.

Die Zusammensetzung der Muskeln ändert sich dahin, dass in Folge der Thätigkeit diejenigen Bestandtheile derselben relativ an Menge zunehmen, die als die Zersetzungsproducte der Muskelsubstanz zu betrachten sind. So ist nach Helmholtz aus dem Rückstand der Fleischbrühe angestrengter Muskeln mehr Alkoholextract und weniger bloss in Wasser lösliche Substanz zu gewinnen. Nach du Bois-Reymond wird die freie Säure ausschliesslich dann im frischen Muskel gefunden, wenn derselbe angestrengt thätig war.

Mit diesen Ergebnissen hinsichtlich der im Muskel sich anhäufenden festen oder flüssigen Producte des Stoffwechsels stimmt die Untersuchung der Producte des Gaswechsels der Muskeln während ihrer Thätigkeit vollkommen überein. An der in §. 141 erwähnten inneren Athmung zwischen Blut und Geweben sind die Muskeln vorzugsweise betheiligt. Noch an den ausgeschnittenen Muskeln kaltblütiger Thiere beobachtet man Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe, und dieser Gaswechsel nimmt beträchtlich zu bei der Erregung der Muskelnerven. Ein ähnlicher Unterschied ergibt sich, wenn man bei warmblütigen Thieren das in den Muskel einströmende und das aus ihm ausströmende Blut während der Ruhe und während der Thätigkeit mit einander vergleicht. Während das

*) Helmholtz, Müllers Archiv 1848. Heidenhain und Solger, Studien des physiol. Instituts zu Breslau, 2. Heft. Meyerstein und Thiry, Göttinger Nachrichten, 1863. Heidenhain, schles. Gesellschaft, Sitzung vom 15. April 1864.

Venenblut des ruhenden Muskels im Mittel 6,71 proc. mehr Kohlensäure als das arterielle Blut enthält, übertrifft nach Ludwig und Sczelkow der Kohlensäuregehalt des Venenbluts vom thätigen Muskel denjenigen des Arterienblutes um 10,79 proc. Dabei nimmt aber die Sauerstoffaufnahme nicht in gleichem Masse zu wie die Kohlensäureausscheidung. Während nämlich die letztere um 82—180 proc. ihrer ursprünglichen Menge wächst, erhöht sich die erstere höchstens um 50 proc. Es nimmt somit in Folge der Thätigkeit nicht nur der Oxydationsprocess im Muskel überhaupt zu, sondern er ist auch vollständiger, indem weniger Mittelstufen der Oxydation im Muskel zurückbleiben und ein grösserer Theil des aufgenommenen Sauerstoffs sogleich zur Erzeugung des Endproductes derselben, der Kohlensäure, verwendet wird.

Ueber den von du Bois gelieferten Nachweis der Säuerung des thätigen Muskels vergl. §. 181. Nach Funke soll auch in dem angestrengten Nerven freie Säure auftreten. Den Gaswechsel des Muskels hat zuerst G. Liebig untersucht und dabei an ausgeschnittenen Froschmuskeln die Vermehrung der Kohlensäureexhalation während der Thätigkeit beobachtet. Eingehendere Untersuchungen hat über diesen Gegenstand neuerdings Sczelkow unter Ludwig's Leitung angestellt. Er sammelte das Blut aus der vena femoralis von Kaninchen, sowohl nach längerer Ruhe als nachdem er vorher die Hinterextremitäten tetanisirt hatte, über Quecksilber auf und untersuchte die Gase desselben nach der Ludwig'schen Methode. Das Verhältniss des aufgenommenen Sauerstoffs wurde festgestellt, indem man das Thier aus einem Gasometer athmen liess *).

§. 201. Theorie der Nerven- und Muskelkräfte.

Den Vorgang der Erregung müssen wir als eine Molecularbewegung auffassen, die durch den Reiz erzeugt wird, und die von der gereizten Stelle aus mit messbarer Geschwindigkeit sich fortpflanzt. Die Fortpflanzung einer Bewegung kann auf doppelte Weise geschehen: entweder durch eine unmittelbare Uebertragung der Bewegung von einem Massetheilchen auf das andere oder durch eine continuirliche Auslösung von Spannkräften und Ueberführung derselben in lebendige Kräfte. Ein Beispiel der ersten Art ist die Bewegung des Schalls, ein Beispiel der zweiten Art ist die Bewegung einer Lawine. Bei der Fortpflanzung der Bewegung durch Uebertragung bleibt die Summe der lebendigen Kräfte ungeändert, scheinbar kann sie jedoch abnehmen, indem sich die eine Form lebendiger Kraft in die andere (z. B. mechanische Bewegung in Wärme) umsetzt. Bei der Auslösung von Spannkräften dagegen kann die Summe der ausgelösten lebendigen Kräfte die Summe der auslösenden weit übertreffen, wie das oben angeführte Bei-

*) Du Bois-Reymond a. a. O. Funke, Lehrb. der Physiologie, Bd. 1. Helmholtz, Müllers Archiv 1845. G. Liebig, ebend. 1850. Sczelkow, Wiener Sitzungsberichte, Bd. 45.

spiel des Anschwellens einer Lawine veranschaulicht. Die Nerven- und Muskelbewegung muss nun als ein Vorgang der letzteren Art, als eine Auslösung von Spannkräften durch die lebendige Kraft des Reizes betrachtet werden. Es folgt dies unmittelbar daraus, dass die Erregung wächst mit der Grösse der durchlaufenen Strecke (§. 192), da die Fortpflanzung durch blosse Bewegungsübertragung den entgegengesetzten Erfolg, eine Abnahme der Erregung mit der Grösse der durchlaufenen Strecke, erwarten liesse.

Jede Spannkraft kann man sich in eine spannende und in eine hemmende Kraft zerlegt denken. So ist das Gewicht, das an einem Faden hängt, die spannende, der Widerstand des Fadens die hemmende Kraft. Eine Auslösung erfolgt, das Gewicht fällt zu Boden, wenn entweder die spannende Kraft vergrössert oder die hemmende vermindert wird. Die Molecularbewegung, die wir Erregung nennen, muss auf einer ebensolchen Störung des im ruhenden Nerven oder Muskel vorhandenen Gleichgewichts zwischen Molecularspannung und Molecularhemmung beruhen. Fast sämmtliche Erscheinungen erklären sich nun vollständig, wenn man voraussetzt, dass im Katelektrotonus die Kräfte der Molecularspannung, im Anelektrotonus die Kräfte der Molecularhemmung relativ vermehrt sind. Die Kräfte der Molecularspannung sind im Katalektrotonus vermehrt. Wenn ein Gewicht, das an einem Faden hängt, vergrössert wird, während der Widerstand des Fadens ungeändert bleibt, so kann eine äussere Kraft, z. B. ein Zug an dem Gewicht, leichter als zuvor den Widerstand des Fadens aufheben, so dass das Gewicht zu Boden fällt, d. h. die Spannkraft in lebendige Kraft übergeht. Auf den Nerven übertragen heisst dies: im Katelektrotonus, als dem Zustand vermehrter Molecularspannung, muss die Erregbarkeit zunehmen. Die Kräfte der Molecularhemmung sind im Anelektrotonus vermehrt. Wenn das Gewicht, das am Faden hängt, ungeändert bleibt, aber der Widerstand des Fadens vergrössert wird, so muss nun die äussere Kraft, die diesen Widerstand überwindet, grösser sein. Auf den Nerven übertragen heisst dies: im Anelektrotonus, als dem Zustand vermehrter Molecularhemmung, muss die Erregbarkeit abnehmen. Das Zuckungsgesetz und das Gesetz der Modificationen lassen unmittelbar hieraus sich ableiten. Die Spannkraft eines durch einen Faden festgehaltenen Gewichts kann nur dann in die lebendige Kraft des Falls übergehen, wenn entweder das Gewicht (die spannende Kraft) zu- oder der Widerstand des Fadens (die hemmende Kraft) abnimmt. Auf den Nerven übertragen heisst dies: erregt wird der Nerv nur durch Zunahme der Molecularspannung, Eintritt des Katelektrotonus, oder durch Abnahme der Molecularhemmung, Verschwinden des Anelektrotonus. Nach dem Aufhören des Katelektrotonus ist, bis die Ausgleichung durch den Stoffwechsel geschieht, die Molecularspannung, nach dem Aufhören des Anelektrotonus die Molecularhemmung erschöpft. Hier-

aus erklärt sich, dass im Gebiet des Katelektrotonus die Nachwirkung in einer Erregbarkeitsabnahme (negative Modification), im Gebiet des Anelektrotonus in einer Erregbarkeitszunahme besteht (positive Modification). Die Ursache des Oeffnungstetanus existirt also, wie die Erfahrung bestätigt, nur am positiven Pol. Wird der Strom nun in umgekehrter Richtung durch den Nerven gesendet, so gerathen die zuvor anelektrotonisirten Stellen in Katelektrotonus, es werden also in ihnen die Kräfte der Molecularspannung vermehrt, während die Kräfte der Molecularhemmung vermindert bleiben: der Oeffnungstetanus wird verstärkt. Bei starken Strömen hingegen breitet sich (vergl. Fig. 77 §. 193) der Anelektrotonus, die Zunahme der Molecularhemmung, nahezu über die intrapolare Strecke aus, hieraus erklärt sich, dass starke Ströme, welche Richtung sie auch haben mögen, den Oeffnungstetanus beruhigen. Die Zunahme der Erregbarkeit, wie sie als Nachwirkung des constanten Stroms zurückbleibt, hat somit, ebenso gut wie die Abnahme der Erregbarkeit, die Ermüdung, ihren Grund in einer Abnahme der Kräfte: nur sind dort die Kräfte der Molecularhemmung vermindert, während die Ermüdung offenbar auf einer Abnahme der Molecularspannung beruht.

Aehnlich einfach erklärt sich das Gesetz der Nervenerregung. Kehren wir wieder zu dem Beispiel eines an einem Faden aufgehängten Gewichtes zurück. Wenn die Spannkraft des Gewichtes langsam zunimmt oder der Widerstand des Fadens langsam abnimmt, so wird der etztere sich allmälig ausdehnen, und das Gewicht wird allmälig zu Boden sinken. Ebenso wird der Nerv nicht erregt, wenn er langsam in den Katelektrotonus eintritt oder langsam aus dem Anelektrotonus austritt.

In scheinbarem Widerspruch mit dieser Vorstellung liegt die Thatsache, dass die Reizung durch elektrotonisirte Stellen (vorausgesetzt dass die Stromstärke nicht eine gewisse Grenze übersteigt) sich fortpflanzt, ohne verändert zu werden. Zur Erklärung dieses Widerspruchs muss man annehmen, dass von den an der erregten Stelle frei gewordenen Kräften immer nur so viele auf die Verschiebung der Molecularhemmung verwendet werden, als nothwendig ist, damit diejenige Grösse der Veränderung zu Stande komme, welche durch die Quantität der vorhandenen lebendigen Kräfte vorgeschrieben ist. Ein Beispiel wird dies näher erläutern. Denken wir uns ein Rad, welches durch eine gegen seine Axe andrückende Feder schwer und leicht beweglich gemacht werden kann. Dieses Rad besitzt an einer Speiche eine Schaufel, auf welche ein Wasserstrahl herabfällt, der das Rad dreht. Sobald die Rotation einen gegebenen kleinen Theil beträgt, hat sich die Schaufel aus dem Bereich des Flüssigkeitsstrahls verschoben. Drücken wir nun die Feder an, so legt das Rad durch dieselbe lebendige Kraft einen kleineren Weg zurück, so dass es von mehr Flüssigkeitstheilchen getroffen wird, bis die Rotation jene gegebene Grösse erreicht hat. Eine continuirlich andauernde lebendige Kraft bewirkt also hier an dem leichter beweglichen Rad keine grössere Verschiebung als an dem schwerer beweglichen. Aehnlich bleibt bei der Leitung der Erregung durch den Nerven die Grösse der ausgelösten Erregung gleich, ob die Molecularhemmung in einer Strecke, durch welche die Leitung stattfindet, grösser oder kleiner ist.

Schliesslich lässt sich noch die Frage aufwerfen, welche Bedeutung der aufgestellten Theorie gegenüber den elektrischen Erscheinungen an den Nerven und Muskeln zuerkannt werden muss. Die nach aussen abzuleitenden, am Galvanometer wahrnehmbaren elektrischen Kräfte sind lebendige Kräfte, welche als solche die Bewegungen erzeugen, durch die sie wahrgenommen werden. Fortwährend geht, wie das stete Freiwerden elektromotorischer Wirkungen beweist, ein Theil der Spannkräfte in lebendige Kräfte über. Während in der Form der elektrischen Kräfte stetig ein Theil der Spannkräfte in lebendige Kräfte übergeführt wird, entsteht die lebendige Kraft der Erregung, die sich schliesslich als Muskelzuckung oder Empfindung äussert, nur zeitweise, bei Einwirkung eines Reizes, aus den Spannkräften. Die Untersuchung der Erregbarkeitsveränderungen im Elektrotonus ergibt nun, dass wo die nach aussen abzuleitenden elektrischen Kräfte zunehmen (im Anelectrotonus) die durch einen gegebenen Reiz auszulösende lebendige Kraft der Erregung abnimmt, während umgekehrt, wo die nach aussen abzuleitenden elektrischen Kräfte abnehmen (im Katelektrotonus), die lebendige Kraft der Erregung zunimmt. Nun sind aber im Gebiet des Anelektrotonus die Kräfte der Molecularhemmung, im Gebiet des Katelektrotonus die Kräfte der Molecularspannung vermehrt. Folglich nehmen die frei werdenden elektrischen Kräfte auf der Seite der zunehmenden Hemmung zu und auf der Seite der abnehmenden Hemmung ab. Hieraus ist mit Wahrscheinlichkeit zu schliessen, dass die elektrischen Erscheinungen von den Kräften der Molecularhemmung herrühren. Denn es ist leicht erklärlich, dass, wenn die Kräfte der Molecularhemmung zunehmen, auch jener Theil derselben zunimmt, welcher fortwährend in lebendige Kräfte übergeht. Die Erregung hingegen wird umgekehrt von den Kräften der Molecularspannung bedingt sein, von denen nur zeitweise, bei eintretender Erregung, ein Theil in lebendige Kräfte übergeht.

Der hier angenommene Zusammenhang zwischen spannenden und hemmenden Kräften ist unter der Bedingung denkbar, dass was wir in Bezug auf die Erregung Hemmung nennen in Bezug auf das Freiwerden der elektrischen Kräfte Spannung ist, und ebenso umgekehrt. Wir können daher jenen Zusammenhang auch folgendermassen ausdrücken: die Spannkräfte der Erregung nehmen zu, wenn die elektrischen Spannkräfte abnehmen, oder die Hemmungskräfte der Erregung nehmen ab, wenn die elektrischen Hemmungskräfte zunehmen, und umgekehrt.

Die Grundzüge der obigen Theorie sind von Pflüger, gestützt auf seine Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus, entworfen worden, doch hat derselbe seine Theorie ausschliesslich auf das Gebiet der Reizungserscheinungen beschränkt und ist auf den hier weiter ausgeführten Zusammenhang zwischen den Reizungserscheinungen und den elektrischen Erscheinungen nicht eingegangen *).

---

*) Pflüger, a. a. O. Wundt, Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele, Bd. 1.

II. Die Sinnesempfindungen.

§. 202. Uebersicht und Eintheilung.

Unter den Sinnesempfindungen verstehen wir jene Erfolge, welche durch die Einwirkung der Erregungen in den Sinnesorganen und in den Sinnesnerven auf unser Bewusstsein entstehen. Indem zusammengehörige Sinnesempfindungen in eine bestimmte Ordnung gebracht werden, führen sie zur Sinneswahrnehmung, indem sie ferner in Beziehung gesetzt werden zu dem empfindenden Subject, erzeugen sie die Sinnesvorstellung. Die Wahrnehmung und die Vorstellung sind psychische Acte. Die nähere Zergliederung dieser Acte fällt daher der Psychologie anheim, die Physiologie hat sich hauptsächlich zu beschäftigen mit den physischen Bedingungen ihres Zustandekommens.

Man kann die Sinnesempfindungen entweder nach einem psychologischen oder nach einem physiologischen Eintheilungsgrund classificiren. Die psychologische Eintheilung classificirt die Empfindungen nach ihrer wesentlichsten Differenz für das Bewusstsein: sie trennt daher dieselben, je nachdem sie auf ein äusseres Object oder auf einen Zustand des Subjects bezogen werden, in objective Empfindungen oder Empfindungen im engeren Sinne und in subjective Empfindungen oder Gefühle. Die physiologische Eintheilung dagegen unterscheidet die Empfindungen nach den verschiedenen Sinnesorganen und den durch sie bedingten Differenzen in der Qualität der Empfindungen. Wir haben hier dem letzteren Eintheilungsgrund zu folgen. Wir handeln daher:

1) von dem Tastsinn, den Bewegungsempfindungen und dem Gemeingefühl,
2) von dem Gesichtsinn,
3) von dem Gehörsinn,
4) von dem Geruchs- und dem Geschmacksinn.

Der speciellen Betrachtung dieser Sinne schicken wir eine kurze Uebersicht der allgemeinen Gesetze der Wahrnehmung und Vorstellung voraus.

Die psychologische Eintheilung der Empfindungen fällt nirgends mit der physiologischen zusammen. In dem nämlichen Sinnesorgan können die Eindrücke bald als objective Empfindungen bald als Gefühle percipirt werden. Namentlich pflegen alle sehr intensiven Eindrücke sich in der Form des Schmerzgefühls zu äussern. Doch gibt es Empfindungen bestimmter Art, welche vorzugsweise leicht auf einen subjectiven Zustand oder auf eine subjective Veränderung bezogen werden und demnach als Gefühle zu bezeichnen sind: so die Bewegungsempfindungen die (meistens nur unter abnormen Verhältnissen auftretenden) Empfindungen in innern Organen. Ihnen gegenüber werden dann die Empfindungen der eigentlichen Sinnesorgane, die Tast-, Gesichts-, Gehörs-, Geruchs- und Geschmacksem-

pfindungen, als objective Sinnesempfindungen bezeichnet. Unter diesen fünf Sinnen stehen nur die Empfindungen der Haut den sogenannten Gefühlen näher, daher man dieselben auch unter dem Namen des Gefühlsinns vereinigt.

§. 203. Allgemeine Gesetze der sinnlichen Wahrnehmung und Vorstellung.

Als Ursache der Empfindung treffen wir stets einen äusseren oder inneren. d. h. im Körper des Empfindenden selbst gelegenen, Reiz an. Die Abhängigkeit der Empfindung vom Reiz folgt dem Gesetze, dass der Zuwachs des Reizes zu der ursprünglichen Grösse desselben immer in demselben Verhältnisse stehen muss, wenn die Empfindung um gleich viel wachsen soll. Nimmt also ein Reiz von der Grösse 10 um 1 zu, so wird dadurch die nämliche Zunahme bewirkt, als wenn ein Reiz von der Grösse 1 um $^1/_{10}$ zunehmen würde. Dieses Gesetz ist von Fechner, der es für die verschiedenen Empfindungsgebiete näher begründete, als psycho-physisches Gesetz oder, nach seinem ersten Entdecker im Gebiet der Tast- und Bewegungsempfindungen, als Weber'sches Gesetz bezeichnet worden. Wir werden die Gültigkeit desselben für die Druck-, Wärme-, Bewegungs-, Licht- und Schallempfindungen nachweisen können.

Fechner hat folgende Methoden eingeschlagen, um das psycho-physische Gesetz für die verschiedenen Sinnesempfindungen aufzufinden: 1) die Methode der eben merklichen Unterschiede. Sie ist die einfachste, schon von Weber angewandte. Man ermittelt bei verschiedenen Reizstärken denjenigen Reizzuwachs, welcher erforderlich ist, um einen eben merklichen Unterschied der Empfindung hervorzurufen. 2) Die Methode der richtigen und falschen Fälle. Man lässt bei verschiedenen Reizstärken oft nach einander sehr kleine Reizunterschiede einwirken, so dass der Unterschied der Empfindung nicht mehr deutlich ist, und notirt die Fälle richtigen und die Fälle falschen Urtheils; es wird dann für die verschiedenen Reizstärken derjenige kleine Reizunterschied bestimmt, bei welchem das Verhältniss der richtigen und falschen Fälle das nämliche ist; es ergibt sich hierbei, dass der Reizzuwachs zur ursprünglichen Reizgrösse immer im selben Verhältnisse stehen muss, wenn sich die gleiche relative Zahl richtiger und falscher Fälle ergeben soll. 3) Die Methode der mittleren Fehler. Ein Reiz wird so lange abgestuft, bis er eine Empfindung bewirkt, die einer andern durch einen Reiz von gegebener Stärke bewirkten Empfindung gleich zu sein scheint; dieser Versuch wird öfter wiederholt und der dabei begangene mittlere Fehler bestimmt; die Grösse des letztern muss der Empfindlichkeit für Reizunterschiede proportional sein.

Man kann dem psycho-physischen Gesetz einen sehr einfachen mathematischen Ausdruck geben. Bezeichnet man nämlich mit e die durch einen Reiz r bewirkte Empfindung und mit de den Empfindungszuwachs, welcher entsteht, wenn r um die unendlich kleine Grösse d r wächst, so ist, wenn man mit C eine constante Grösse bezeichnet, offenbar $de = \frac{C\,dr}{r}$, d. h. der Empfindungszuwachs de ist constant, so lange $\frac{dr}{r}$, das Verhältniss des Reizzuwachses zum Reize, dasselbe

bleibt. Die durch diese Formel ausgedrückte Beziehung ist nun genau die nämliche, welche auch zwischen den Logarithmen und ihren zugehörigen Zahlen stattfindet. Die Logarithmen nehmen um gleiche Grössen zu, wenn die Zahlen so zu nehmen, dass der Zuwachs zur Grösse der Zahl immer das gleiche Verhältniss hat. Man kann daher auch sagen: die Empfindung wächst proportional dem Logarithmus des Reizes, und man kann dies durch die Formel ausdrücken $e = K. \log. \frac{r}{\varrho}$, worin K eine constante Zahl und ϱ denjenigen Werth des Reizes bedeutet, wo er eben eine Empfindung bewirkt. Die Integralrechnung lehrt, dass die letztere Formel nichts anderes als das Integral der in der ersten Formel gegebenen Differentialgleichung ist.

In jedem Sinnesgebiet gibt es für das psycho-physische Gesetz eine obere Grenze, von welcher an die Empfindungen noch langsamer als im Verhältniss der Logarithmen der Reize wachsen, und endlich wird ein Punkt erreicht, von welchem an jede weitere Steigerung des Reizes keine Steigerung der Empfindung mehr bewirken kann, der Grund dieser begrenzten Gültigkeit ist ein physischer. Das psycho-physische Gesetz bleibt nämlich so lange strenge gültig, als der Erregungsvorgang im Nerven proportional der Stärke des Reizes wächst. Nun geschieht von einer gewissen Grenze an dieses Wachsthum langsamer, und endlich wird ein Erregungsmaximum erreicht, wie dies für die Bewegungsnerven direct nachgewiesen werden konnte. (Vgl. §. 187). Die Empfindung ist aber ja direct nur von dem Erregungsvorgang im Nerven und erst durch diesen vom äusseren Reize abhängig.

Das erörterte Gesetz ist von Fechner als psycho-physisches bezeichnet worden, um anzudeuten, dass es ein Gesetz der Wechselwirkung der Seele mit der Sinnlichkeit sei. Doch ist es wahrscheinlich, dass die eigentliche Bedeutung des Gesetzes eine psychologische ist. Man kann nämlich das Resultat desselben als das Resultat eines Vergleichungsschlusses betrachten. Ueberall, wo wir Grössen ohne weitere Hülfsmittel vergleichen, liefert diese Vergleichung nur relative Ergebnisse, d. h. wir können immer nur angeben, wie sich je eine Grösse zur andern verhält. Das psycho-physische Gesetz ist nichts anderes, als ein Ausdruck dieser Thatsache. Mit dieser Auffassung stimmt überein, dass, wie vorhin bemerkt, zwischen dem Reiz und dem Erregungsvorgang im Nerven innerhalb der Grenzen der Gültigkeit des Gesetzes das Verhältniss einfacher Proportionalität stattfindet *).

Indem die Wahrnehmung in der Ordnung zusammengehöriger Sinnesempfindungen besteht, ist sie eine Synthese von Empfindungen. Die Vorstellung sondert die in der Wahrnehmung zusammengefasste Summe von Eindrücken in verschiedene Gruppen, indem der Wahrnehmende gewisse Wahrnehmungen auf sich selbst, andere auf bestimmte Objecte bezieht und so in dem Wahrgenommenen die Unterscheidung einer grossen Zahl von Einzeldingen ausführt. Die Vorstellung kann man hiernach als eine Analyse der Wahrnehmungen bezeichnen. Diese beiden Thätigkeiten, die Synthese der Empfindungen

---

*) Fechner, Elemente der Psychophysik, Leipzig 1860, Bd. 1. Wundt, Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele, Leipzig 1863, Bd. 1.

und die Analyse der Wahrnehmungen, sind offenbar geistige Processe, die aber beide das Eigenthümliche haben, dass sie nicht während ihres Ablaufs zum Bewusstsein kommen, sondern dass erst ihre Resultate in dieses eintreten. Wenn man sich jedoch diese Processe in das Bewusstsein übersetzt denkt, so nehmen sie die Form von Schlüssen an. Man kann sie daher auch als unbewusste Schlussprocesse bezeichnen.

Die Empfindung ist der einfachste psychische Act, der in unser Bewusstsein gelangen kann, die Wahrnehmung und Vorstellung setzen schon eine Reihe von Empfindungen voraus. Die Wahrnehmung bringt die Empfindungen in die der objectiven Beschaffenheit der Eindrücke entsprechende Ordnung. Die Vorstellung fasst die Empfindungseindrücke entweder als sich beziehend auf einen ausserhalb des empfindenden Subjectes stehenden Gegenstand oder als herrührend von dem empfindenden Subjecte selber auf. So ist z. B. die Auffassung einer räumlichen Fläche durch den Gesichtsinn oder die Auffassung einer gewissen Tonhöhe durch das Ohr eine Wahrnehmung. Die Auffassung eines Bildes als eines dem Subject gegenüberstehenden Gegenstandes oder eines Tones als herrührend von einem äussern tönenden Körper ist dagegen eine Vorstellung.

Sehr häufig sind von den Physiologen Empfindung, Wahrnehmung und Vorstellung nicht streng von einander geschieden worden. Manche hielten selbst die Vorstellung für etwas mit dem äusseren Eindruck schon Gegebenes. Ich habe zuerst den Wahrnehmungsprocess als ein unbewusstes Schlussverfahren bezeichnet und zugleich denselben näher zu zergliedern versucht. Bis jetzt haben nur Helmholtz und Classen dieser Bezeichnung sich angeschlossen, die Meisten sind ihr entgegengetreten. Der Widerspruch stützt sich theils darauf, dass wir von solchen unbewussten Processen nichts wissen, theils darauf, dass man annimmt, logische Processe seien nur im Bewusstsein möglich. Der erste Einwand trifft unsere Theorie nicht, da diese nur aussagt, jene Processe giengen, sobald wir sie in das Bewusstsein uns übersetzen, in eine logische Form über, der zweite Einwand ist ein Satz, der zwar oft behauptet, aber niemals bewiesen wurde. Auch für die Empfindung suchte ich darzuthun, dass selbst sie schon auf einem unbewussten psychischen Process beruht, wie theils aus der oben angedeuteten psychologischen Bedeutung des psycho-physischen Gesetzes theils aus andern bei den einzelnen Sinnen zu erörternden Thatsachen sich erschliessen lässt.

Die psychologische Theorie der Wahrnehmung findet ihre Hauptstütze in der Untersuchung der räumlichen Wahrnehmungen. Jede räumliche Wahrnehmung des Tast- oder Gesichtsinns beruht auf einer Synthese einzelner neben einander geordneter Tast- oder Gesichtseindrücke. Diese Synthese hat zwei physiologische Hülfsmittel nöthig: erstens eine von der durch den Reiz getroffenen Stelle abhängige locale Färbung der Empfindungen, wodurch die einzelnen Theile jedes eine grössere Fläche treffenden Eindrucks von einander unterschieden werden können, und zweitens die Einordnung der so geschiedenen Einzeleindrücke in ein Nebeneinander durch Bewegungen und Bewegungsempfindungen. Die Forderung, dass es in den physiologischen Bedingungen der Sinnesorgane Mittel geben müsse, durch welche wir den Ort eines Eindrucks uns vorstellen und mehrere Eindrücke in bestimmter Ordnung neben einander stellen, hat zuerst Lotze ausgesprochen. Er hat die physiologischen Hülfsmittel der Localisirung allgemein Localzeichen genannt. Ich habe durch Versuche und Beobachtungen jene Hülfsmittel näher nachzuweisen gesucht und schlage vor, den

Ausdruck Localzeichen bloss für das eine derselben, für die vom Ort des Eindrucks abhängige Färbung der Empfindungen, beizubehalten. Darnach würde man die räumliche Wahrnehmung bezeichnen können als hervorgehend aus der Rückbeziehung von Localzeichen auf ein System abgestufter Bewegungsempfindungen. Die nähere Erläuterung dieser Sätze siehe in der Physiologie des Tast- und Gesichtsinns *).

1. Der Tastsinn, die Bewegungsempfindungen und das Gemeingefühl.

§. 204. Der Tastsinn.

Die sämmtlichen Empfindungen, die in unserer Haut durch äussere Eindrücke entstehen, bezeichnet man als Tastempfindungen, und die Haut selbst wird daher auch das Organ des Tastsinns genannt. Die Tastempfindungen sind theils Druckempfindungen theils Temperaturempfindungen. Man scheidet daher auch den Tastsinn in einen Drucksinn und in einen Temperatursinn, denen man als dritten noch den Ortsinn hinzugesellt, indem man dadurch ausdrücken will, dass alle auf die Haut geschehenden Eindrücke zu Vorstellungen der Orte, an welchen die Eindrücke stattfinden, verarbeitet werden.

Wir folgen in der Unterscheidung des Tastsinns in einen Druck-, Temperatur- und Ortsinn dem Vorbilde E. H. Weber's, da diese Unterscheidung die übersichtliche Darstellung der Thatsachen erleichtert. Es wäre jedoch irrig, wenn man Druck-, Temperatur- und Ortsinn sich ähnlich gegenüberstellen wollte wie etwa Gesichts- und Gehörsinn. Schon der Druck- und Temperatursinn sind eher als verschiedene Empfindungsqualitäten eines und desselben Sinnes aufzufassen. Der Ortsinn vollends besteht nur in der Verarbeitung der Druck- und Temperaturempfindungen zu räumlichen Vorstellungen, er ist diesen Empfindungen gegenüber ebenso wenig ein besonderer Sinn wie die räumliche Gesichtsvorstellung gegenüber den Licht- und Farbenempfindungen.

Die Tastempfindungen werden vermittelt durch eigenthümliche Endorgane, in welchen die sensibeln Nerven der Haut endigen. Diese Endorgane sind kolben- oder schlauchförmige Gebilde von sehr verschiedener Grösse und Structur. Im Allgemeinen lassen sich drei Formen derselben unterscheiden: die einfachen Endkolben, die Tastkörperchen und die Pacinischen Körperchen. Unter ihnen sind die einfachen Endkolben (Fig. 80 A) am weitesten verbreitet. Man hat sie in der äus-

---

*) Vergl. Lotze's medizinische Psychologie, meine Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele, Bd. 1, meine Beiträge zur Theorie der Sinneswahrnehmung, Leipzig u. Heidelberg 1862. (Zeitschr. f. rat. Med. 1858—62). Helmholtz, physiologische Optik (Encyklopädie der Physik, 8. Liefg.). Classen, das Schlussverfahren des Sehactes, Rostock 1863.

sern Haut, in den Papillen der Zunge und des rothen Lippenrandes, in der Conjunctiva des Auges aufgefunden. Sie sind von kugelförmiger oder ellipsoidischer Gestalt und haben eine Länge von $^1/_{80}-{}^1/_{20}'''$, eine Breite von $^1/_{150}-{}^1/_{100}'''$. Jeder Endkolben besteht aus einer bindegewebigen, mit Kernen besetzten Hülle, der unmittelbaren Fortsetzung des Neurilemmas. Die Nervenfaser tritt am einen Ende in den Kolben ein, wird blasser und schmäler und endigt meist mit einer leichten Anschwellung am entgegengesetzten Ende. Die Tastkörperchen (Fig. 80 B) sind etwas grössere Gebilde, die man nur in den Papillen der durch besondere Empfindlichkeit sich auszeichnenden Hautstellen vorfindet. Sie sind gleichfalls von einer mit Kernen versehenen Bindegewebshülle umgeben. In dieser findet sich dann aber ein in quere Scheiden zerfallender ellipsoidischer Körper, der wahrscheinlich aus Bindesubstanz besteht, und in welchen von der Basis des Tastkörperchens aus Nervenfasern eintreten. Wie diese in ihm endigen ist noch nicht festgestellt. Die Pacini'schen Körperchen (Fig. 80 C) erreichen schon die Sicht-

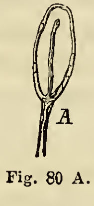


Fig. 80 A.



Fig. 80. B



Fig. 80 C.

barkeit mit blossem Auge. Sie besitzen eine Grösse von $^1/_2-2'''$ und finden sich namentlich im Unterhautzellgewebe als Endorgane der Hautnerven der Handfläche und der Fusssohle, zum Theil und ausnahmsweise auch an andern Hautnerven; ausserdem findet man aber diese Körperchen an den Nerven der sympathischen Geflechte neben der Aorta abdominalis und im Gekröse des Dünndarms. Dieses Vorkommen macht es wahrscheinlich, dass die Pacini'schen Körperchen nicht wirkliche Tastorgane sind wie die Endkolben und Tastkörperchen, sondern dass sie vielleicht eher die Gemeingefühlsempfindungen vermitteln. Die Structur der Pacini'schen Körperchen ist folgende. Ein jedes derselben besteht aus einer grossen Zahl concentrischer Schichten aus Bindesubstanz. Diese setzen sich in den Stiel des Körperchens fort, in welchem letzteren eine Nervenfaser eingeschlossen liegt. Im Innern des Körperchens findet sich ein centraler, von einer hellen Flüssigkeit erfüllter Raum. Sobald die Nervenfaser aus dem Stiel in diesen centralen Raum eingetreten ist, wird sie blasser und schmäler und endigt im obern Theil desselben häufig zwei- oder dreigespalten mit einer knopfförmigen Anschwellung.

Von den drei hier aufgezählten Endorganen der Nerven in der Haut sind die letztgenannten, die Pacini'schen Körperchen, am längsten bekannt. Sie wurden schon im vorigen Jahrhundert von Vater gesehen und in diesem von Pacini, Henle, Kölliker u. A. genauer beschrieben. Die Tastkörperchen wurden 1852 von Meissner und R. Wagner entdeckt und sogleich als die eigentlichen Tastorgane gedeutet. Eine wichtige Ergänzung zu diesen Beobachtungen bildete die erst mehrere Jahre später geschehene Entdeckung der Endkolben durch W. Krause. Diese Endkolben sind ihrer Structur nach eine Art Mittelglied zwischen den Pacini'schen Körperchen und den Tastkörperchen, und durch ihre Einfachheit bilden sie für beide gleichsam einen einzigen Ausgangspunkt der morphologischen Entwicklung. Durch die Entdeckung der Endkolben sind daher erst die verschiedenen Endorgane der sensibeln Nerven in eine einzige zusammengehörige Reihe gebracht *).

Als Drucksinn bezeichnen wir die Fähigkeit unserer Haut einen äussern Druck zu empfinden und Grade desselben zu unterscheiden. Der Drucksinn folgt dem psychophysischen Gesetze. Wenn man also zu einem die Haut belastenden Gewichte ein anderes Gewicht hinzufügt, so muss dieses Zusatzgewicht zu dem ursprünglichen Gewicht in demselben Verhältnisse stehn, wenn die Druckzunahme als gleich gross erscheinen soll. In Versuchsreihen, die an verschiedenen Personen angestellt wurden, fand Weber, dass es möglich ist den Druck auf die Hand aufgelegter Gewichte zu unterscheiden, die sich ungefähr wie 30 : 20 zu einander verhalten, dass also, wenn man von einem Gewicht von 30 Pfunden oder Grammen oder Unzen 10 Pfunde oder Gramme oder Unzen hinwegnimmt, dies deutlich empfunden wird, während die Hinwegnahme eines kleineren Gewichtes unbemerkt vorübergeht. An den verschiedenen Hautstellen ist die Empfindlichkeit für Druckunterschiede nahezu gleich gross. Die sehr nervenreichen Theile, wie die Fingerspitzen, die Lippen, die Zunge, übertreffen nur um weniges die nervenärmeren Theile, wie Rücken, Brust, Arme u. s. w.

Die quantitativen Angaben Weber's in der ersten Veröffentlichung seiner Versuche über den Drucksinn der Haut und in der späteren Bearbeitung derselben scheinen nicht übereinzustimmen. Die obige Zahlenangabe ist auf die von Fechner aus Weber's Programmata collecta mitgetheilten Versuchsreihen gegründet. In Wagner's Handwörterb. der Phys. gibt dagegen Weber an, dass es noch leicht möglich sei Gewichte zu unterscheiden, die sich wie 19 : 20 oder selbst wie 29 : 30 verhalten. — Den Drucksinn verschiedener Hautstellen verglich Weber, theils indem er die verschiedene Empfindlichkeit derselben für Druckunterschiede prüfte, theils indem er gleichzeitig auf die verschiedenen Theile dasselbe Gewicht legte. Es schien dann das Gewicht auf der unempfindlicheren Stelle das

*) Kölliker und Henle, über die Pacinischen Körperchen, Zürich 1844. Meissner, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Haut, Leipzig 1853. W. Krause, die terminalen Körperchen der einfach sensibeln Nerven, Hannover 1860. Derselbe, anatomische Untersuchungen, Hannover 1861.

leichtere zu sein; damit z. B. ein Gewicht auf der Haut des Vorderarms einem solchen auf der Haut der Finger gleich erscheine, musste es sich zu diesem wie 7 : 6 verhalten *).

Eine Ergänzung zu den Untersuchungen Weber's bildet die Bestimmung des kleinsten Drucks, welchen unsere Haut noch eben zu empfinden vermag. Dieser ist nach den Beobachtungen von Aubert und Kammler sehr verschieden an den verschiedenen Hautstellen. So betrug z. B. das leichteste Gewicht, das eben verspürt wurde, nur 0,002 Grm an Stirn, Schläfe, Vorderarm, Handrücken, 0,04—0,05 Grm. an Kinn, Bauch, Nase, es stieg bis auf 1 Grm. an den Nägeln der Finger. Die individuellen Schwankungen sind sehr bedeutend **).

Die Temperaturempfindungen der Haut sind theils Wärme- theils Kälteempfindungen. Beide entstehen, sobald die Temperatur der Umgebung oder eines berührenden Körpers entweder höher oder niedriger ist als die Eigenwärme der Haut Dabei muss aber die Temperaturdifferenz eine gewisse Grösse erreichen, wenn sie als Wärme- oder Kälteempfindung aufgefasst werden soll. Bei der Mitteltemperatur der Haut, die ungefähr bei 14,^{0}77 R. liegt, können schon Temperaturschwankungen von $^1/_6 - ^1/_{10}{}^0$ wahrgenommen werden. An den verschiedenen Hautstellen verhält sich diese Empfindlichkeit ziemlich gleich. Entfernt sich die Temperatur von dem angegebenen Punkte, so muss die Temperaturschwankung immer bedeutender werden, um einen Unterschied der Empfindung zu veranlassen, und zwar richtet sich auch hier die Abhängigkeit der Empfindung von dem Reiz nach dem psycho-physischen Gesetze, d. h. gleiche relative Vergrösserungen der Temperatur bewirken gleich grosse Zuwüchse der Temperaturempfindung. Der Nullpunkt der Temperatur, von welchem man hierbei ausgeht, ist die Eigenwärme der Haut, für welche man die Mitteltemperatur zwischen Frostkälte und Blutwärme (14^0,77 R.) annehmen kann.

Zur Untersuchung der Empfindlichkeit der Haut gegen Wärmeschwankungen benützt man Wasser von verschiedenen Temperaturen, das in neben einander gestellte mit empfindlichen Thermometern versehene Gefässe gebracht wird. Man regulirt dann so lange die Temperaturen, bis ein eingetauchter Finger einen eben merklichen Unterschied derselben wahrnimmt. Auf diesem Wege stellte Fechner fest, dass auch für die Wärmeempfindungen das psychophysische Gesetz gilt. Auf einige interessante Erscheinungen bei diesen Temperaturversuchen hat schon früher Weber aufmerksam gemacht. Unser Wärmesinn zeigt uns nicht die Temperatur der Haut sondern vielmehr den Act des Steigens und Fallens derselben an. Wir empfinden z. B. nicht, ob unsere Stirne oder unsere Hand wärmer ist, bis wir die Hand an die Stirn legen, wo wir deutlich den Unterschied wahrnehmen. Unser Urtheil über die Grösse der Temperaturschwankung ist ferner abhängig von der Grösse der Hautstelle, die von dem Wärmereiz getroffen wird. Wenn man auf der einen Seite die ganze Hand, auf der andern bloss einen Finger

*) E. H. Weber, Wagners Handwörterb. der Physiologie, Bd. 3, 2. Fechner, Elemente der Psychophysik, Bd. 1.

**) Kammler, dissertat. Vratislav. 1858. Fechner, a. a. O.

in warmes oder kaltes Wasser eintaucht, so ist auf der ersteren Seite die Temperaturempfindung heftiger. Leicht verständlich ist es endlich, dass bei Körpern, die besser die Wärme leiten, die Temperaturdifferenz von der Haut stets grösser zu sein scheint. So erscheint ein Stück Metall wärmer als ein Stück Holz, Wasser wärmer als Oel, wenn beide auf den gleichen Temperaturgrad erwärmt sind. Sehr interessant ist auch, dass ein gewisser Zusammenhang zwischen dem Drucksinn und dem Temperatursinn der Haut existirt. Kalte Körper scheinen uns, wie Weber gefunden hat, schwerer zu sein als warme von gleichem Gewicht. Schwache Tastreize und schwache Temperaturreize können nach Fick und Wunderli leicht mit einander verwechselt werden. Vielleicht deuten uns diese Beobachtungen an, dass die nämlichen Endorgane in der Haut sowohl die Druckempfindungen als die Temperaturempfindungen vermitteln *).

Unter dem Ortsinn versteht man die Fähigkeit, die Druck- oder Temperatureindrücke auf die Hautstelle zurück zu beziehen, auf welche sie einwirken. Die Feinheit des Ortsinns bemisst man nach der Vollkommenheit, mit welcher die Eindrücke localisirt werden. Es gibt daher zwei Methoden, um dieselbe zu prüfen. Die erste besteht darin, dass man untersucht, wie gross der Irrthum ist, der bei der Localisation der Eindrücke entstehen kann. Je bestimmter immer die von einem Eindruck getroffene Hautstelle erkannt wird, um so feiner ist natürlich der Ortsinn derselben. Die zweite Methode besteht darin, dass man zwei Eindrücke in einiger Entfernung von einander auf die betreffende Hautstelle einwirken lässt. Je geringer die Distanz ist, die man hierbei den Eindrücken geben darf, damit sie noch gesondert aufgefasst werden, um so grösser ist die Feinheit des Ortsinns. Diese letztere Methode, welche die schärfsten Resultate liefert, gründet sich darauf, dass zwei Eindrücke, sobald sie innerhalb eines Hautbezirks geschehen, in welchem die Localisation unbestimmt bleibt, nicht von einander geschieden werden können. Der Versuch zeigt nun, dass die auf diese Weise gemessene Feinheit des Ortsinns an den verschiedenen Stellen unserer Hautoberfläche ausserordentlich differirt. So unterscheidet die Zungenspitze noch zwei Eindrücke, wenn die Distanz derselben nicht mehr als $^1/_2'''$ beträgt, an den Fingerspitzen ist $1'''$, am rothen Lippenrand $2'''$ die Grenze der gesonderten Wahrnehmung, am Handrücken, am Halse steigt die Distanz auf $14-15'''$, auf der Haut des Rückens, des Oberarms und Oberschenkels sogar auf $30'''$.

Die Feinheit des Ortsinns ist bei einem und demselben Individuum nach Aufmerksamkeit und Uebung ziemlich veränderlich. Der Einfluss der Uebung macht sich sehr rasch geltend, indem bei öfterer Wiederholung der Versuche bald die kleinste wahrnehmbare Distanz sich beträchtlich verringert; die Uebung zeigt nach Volkmann anfangs einen langsamen, dann einen raschen und zuletzt wieder einen immer langsa-

*) Weber, Fechner a. a. O. Fick und Wunderli, Moleschotts Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen, Bd. 7.

mer werdenden Fortschritt, bis endlich eine Grenze erreicht ist, über die hinaus der Ortsinn nicht mehr weiter vervollkommnet werden kann. Dabei ist jedoch die Verfeinerung des Ortsinns auf die geübte und auf die zu ihr symmetrische Hautstelle beschränkt, während alle übrigen unverändert bleiben. Von dem Einfluss der Uebung hängt es ferner ohne Zweifel ab, dass der Ortsinn der Blinden, wie Czermak gefunden hat, immer einen hohen Grad von Feinheit erreicht.

Um die Localisation der Tasteindrücke und ihre Abhängigkeit von der getroffenen Hautstelle, von der Aufmerksamkeit, Uebung u. s. w. zu erklären, kann man annehmen, dass jede Hautstelle eine locale Färbung der Empfindung besitzt, durch welche der Tasteindruck sich örtlich unterscheidet, und welche daher als Localzeichen benützt wird. Diese locale Färbung der Empfindung kann, da sie von der Beschaffenheit des durch den Eindruck getroffenen Orts herrührt, auch nur auf diesen Ort zurückbezogen werden. Wir müssen annehmen, dass die locale Färbung der Empfindung von Punkt zu Punkt stufenweise sich verändert. Dabei muss aber diese Abstufung an den verschiedenen Hautstellen mit sehr verschiedener Geschwindigkeit geschehen, sie muss an den Stellen mit feinerem Ortsinn innerhalb eines bestimmten Raumes weit bedeutender sein als an den Stellen mit stumpferem Ortsinn. So lange die Abstufung der localen Färbung für unser Bewusstsein nicht merklich ist, so lange fliessen uns alle getrennten Eindrücke in einen zusammen. Der Einfluss der Aufmerksamkeit und Uebung erklärt sich daraus, dass wir durch beide Momente Differenzen der Empfindung, die uns sonst entgehen, unterscheiden lernen. Man nennt einen Hautbezirk, innerhalb dessen die locale Empfindungsbeschaffenheit so wenig sich verändert, dass die Eindrücke verschmelzen, einen Empfindungskreis. Man sagt also: der Durchmesser eines Empfindungskreises beträgt an der Zungenspitze $^1/_2'''$, an der Fingerspitze $1'''$, am Oberschenkel und Rücken $30'''$, indem man jedoch im Auge behält, dass diese Grössen durch die angegebenen Momente veränderlich sind.

E. H. Weber hat zuerst beobachtet, dass zwei Eindrücke, die nicht eine gewisse, an den verschiedenen Hautstellen wechselnde Grenze der Entfernung überschreiten, in eine räumliche Empfindung zusammenfliessen, und er hat diese Thatsache sogleich zur Bestimmung der Feinheit des Ortsinns benützt. Da sich der Ortsinn vor dem Druck- und Temperatursinn durch seine grosse Verschiedenheit an den einzelnen Stellen der Haut auszeichnet, so nahm Weber an, dass die Feinheit des Ortsinns von dem Reichthum an primitiven Nervenfasern, die Feinheit des Drucksinns dagegen von der Menge der Verzweigungen herrührt, welche die primitiven Nervenfasern innerhalb der Haut erfahren. Weber nahm an, dass sich zu jedem Empfindungskreis eine Primitivfaser begebe, dass also die Eindrücke so lange räumlich zusammenfliessen, als sie in das Gebiet einer einzigen Nervenfaser fallen. Später modificirte er diese Annahme dahin, dass immer eine grössere Anzahl von Empfindungskreisen zwischen den Eindrücken gelegen sein müsse, wenn dieselben unterschieden werden sollten. Hiernach konnte

auch der Einfluss der Uebung aus dieser Annahme erklärt werden, indem man voraussetzte, dass bei ihr die Zahl der Empfindungskreise, die zwischen den Eindrücken liegen müsse, um dieselben zu scheiden, immer mehr abnehme. Dieser physiologischen Hypothese gegenüber, welche die ganze Localisirung der Eindrücke aus der Lagerung der Nervenfasern zu erklären strebte, wurde namentlich durch Lotze eine psychologische Hypothese angebahnt. Er stellte den schon in §. 203 im Allgemeinen definirten Begriff des Localzeichens auf, als eines den Eindruck begleitenden Vorgangs, durch welchen die getroffene Stelle gleichsam dem Bewusstsein signalisirt werde. Meissner, Czermak u. A. haben versucht, diesem zunächst ohne weitere Bestimmung hingestellten Begriff des Localzeichens speciell für die Haut eine physiologische Deutung zu geben. Ich habe dagegen darauf hingewiessn, dass es zur Erklärung aller Erscheinungen genügt, wenn man das Localzeichen als eine locale Färbung der Tastempfindung auffasst, die von Punkt zu Punkt sich abstufe, und dass man dann von allen anatomisch oft noch wenig begründeten Annahmen über Beschaffenheit und Lagerung der Endorgane in der Haut u. s. w. vollkommen absehen kann. Das Localzeichen für sich genügt jedoch nur so lange zur Erklärung der räumlichen Localisation der Tasteindrücke, als man die Mithülfe des Gesichtsinns voraussetzt, wozu man beim Sehenden allerdings berechtigt ist. Hier wird das Localzeichen stets ein Phantasiebild der getroffenen Hautstelle erzeugen, welches aus vorangegangenen unmittelbaren Gesichtsanschauungen stammt. Wo aber diese Controle durch den Gesichtssinn gänzlich fehlt, beim Blindgeborenen, da müssen wir annehmen, dass die Localisation der Tasteindrücke durch die gleichzeitig stattfindenden, von Empfindungen begleiteten Tastbewegungen geschieht. Nur in diesem Fall also, wo der Tastsinn gleichsam auf sich allein angewiesen ist, kommen die beiden im Allgemeinen bei der räumlichen Wahrnehmung erforderlichen Hülfsmittel, Localzeichen und Bewegungsempfindungen, zur Anwendung; beim Sehenden tritt für die letzteren der Gesichtssinn ersetzend ein *).

§. 205. Die Bewegungsempfindungen.

Die Bewegungen der willkürlichen Muskeln sind von Empfindungen begleitet, aus welchen wir theils die Kraft theils den Umfang der ausgeführten Bewegungen ermessen können. In beiden Beziehungen folgen diese Empfindungen dem psychophysischen Gesetze. Indem wir Gewichte heben, können wir dieselben ihrer Grösse nach von einander unterscheiden. Nach Weber's Versuchen müssen zwei Gewichte ungefähr um $^1/_{17}$ ihres Betrags differiren, damit sie beim Heben von einander unterschieden werden können. Ebenso muss der Umfang zweier Bewegungen, wenn wir ihn aus der Empfindung unterscheiden sollen, um die gleiche relative Grösse verschieden sein. Der Sitz der Bewegungsempfindungen sind höchst wahrscheinlich nicht die Muskeln selbst, sondern die moto-

---

*) E. H. Weber, a. a. O. Lotze, medicinische Psychologie. Meissner, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Haut, und Zeitschr. f. rat. Med., Bd. 7. Czermak, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 15 u. 17. Volkmann, Leipziger Sitzungsberichte, 1858, 1. Wundt, Beiträge zur Theorie der Sinneswahrnehmung, 1. Abhdlg.

rischen Nervenzellen, da wir nicht nur von einer wirklich stattfindenden, sondern auch von einer bloss intendirten Bewegung eine Empfindung haben; es scheint hiernach, dass unmittelbar mit dem Willensimpuls die Bewegungsempfindung verknüpft ist. Kraft und Umfang der Bewegung scheinen nur an äussern Momenten, wie Zeit der Bewegung, Druck und Faltenbildung der Haut u. s. f., von einander unterschieden zu werden; es geht dies daraus hervor, dass diese Unterscheidung nicht vollkommen sicher ist, indem wir eine solche Bewegung, zu der eine grössere Kraftanstrengung erforderlich ist, leicht für eine Bewegung von grösserem Umfang halten.

Die Existenz der Bewegungsempfindungen ist von manchen Physiologen ganz geleugnet worden. Dieselben nahmen an, dass wir nur durch die Hautempfindungen das sichere Mass unserer Bewegungen empfangen. Ein Beweis hiergegen liegt aber in der von E. H. Weber festgestellten Thatsache, dass die Empfindlichkeit für das Heben von Gewichten weit feiner ist als diejenige für den Druck von Gewichten. Die Zahl $^1/_{17}$, welche die Feinheit in der Unterscheidung gehobener Gewichte angibt, ist ebenfalls der von Fechner aus Weber's Versuchen zusammengestellten Tabelle entnommen. Aus den zahlreichen andern Erscheinungen, welche sich auf andere Weise als durch Bewegungsempfindungen kaum erklären lassen, heben wir hervor das genaue Mass der Convergenz und Divergenz der Augen, das wir besitzen, sowie die eigenthümlichen Sehstörungen, die bei theilweiser Lähmung eines Augenmuskels eintreten. Ist der Abducens theilweise gelähmt, so erscheint, wie v. Gräfe beobachtet hat, das ganze Gesichtsfeld des betreffenden Auges nach aussen verschoben. Kraft und Umfang der Bewegung werden hier mit einander verwechselt: weil der Muskel eine stärkere Innervation nöthig hat als im gesunden Zustand, um eine bestimmte Bewegung auszuführen, so wird diese Bewegung für eine umfangreichere gehalten. Hieraus geht zugleich mit Wahrscheinlichkeit hervor, dass nicht, wie man gewöhnlich annimmt, in den Muskeln selbst eine Empfindung ihrer Contraction stattfindet, sondern dass vielmehr die motorischen Zellen des Centralorgans für die Grösse ihrer Innervation eine Empfindung besitzen. Ich habe diese Ansicht, dass das Bewegungs- oder Muskelgefühl vielmehr ein Gefühl des intendirten Impulses sei, bereits im 1. Bd. meiner phycholog. Vorlesungen (S. 222) ausgesprochen, unabhängig davon hat später Classen dieselbe Meinung geäussert*).

§. 206. Das Gemeingefühl.

Unter dem Gemeingefühl versteht man jene Summe von Sensationen, welche wir nicht auf äussere Objecte und Vorgänge sondern auf den Zustand und die Veränderungen unseres eigenen Leibes zurückbeziehen. Das Gemeingefühl resultirt daher aus einer Menge von Einzelgefühlen. Die letzteren können in den verschiedensten mit sensibeln Nerven versehenen Theilen ihren Sitz haben, sowohl in den eigentlichen Sinnesorganen wie in andern Organen unseres Körpers. Die Sensationen

*) Weber, Fechner, Wundt, Classen a. a. O.

der Sinnesorgane tragen namentlich dann zum Gemeingefühl bei, wenn sie sehr heftig sind, so dass der objective Vorgang, auf den sie bezogen werden können, vor dem Leiden des Organs selber zurücktritt. Die Sensationen in den übrigen mit sensibeln Nerven versehenen Theilen, wie in den Schleimhäuten, serösen Häuten, Knochen u. s. w., können wir als specifische Organempfindungen oder Organgefühle bezeichnen. Sie erregen gewöhnlich nur dann unsere Aufmerksamkeit, wenn sie zum Schmerze sich steigern, und haben dann die Bedeutung pathologischer Symptome. In dem Schmerz aber verwischen sich, um so mehr je intensiver er ist, die eigenthümlichen Verschiedenheiten jener Gefühle. Grösstentheils hierin liegt der Grund, dass dieselben nur mangelhaft von einander getrennt und nur sehr unbestimmt localisirt werden. Einen wesentlichen Theil des Gemeingefühls bilden die im vorigen §. erörterten Bewegungsempfindungen, die zwischen den Empfindungen der objectiven Sinne und den rein subjectiven Organgefühlen insofern in der Mitte stehen, als sie zwar auf Veränderungen des eigenen Leibes bezogen werden, aber zugleich bei der Ausbildung unserer Vorstellungen von den Aussendingen wesentlich betheiligt sind.

Das Gemeingefühl kann sich aus der Summe der Einzelgefühle nur so zusammensetzen, dass nicht diese Einzelgefühle sämmtlich gleichzeitig aufgefasst werden, sondern dass aus der successiven Perception das gleichzeitige Stattfinden derselben erschlossen wird. Auch das Gemeingefühl ist somit das Resultat einer unbewussten Schlussfolgerung.

Die Lehre vom Gemeingefühl gehört zu den dunkelsten Partieen in der Physiologie der Sinne. Joh. Müller leugnete die Existenz eines Gemeingefühls, indem er die Empfindungen, die man unter dasselbe geordnet hatte, dem allgemeinen Gefühlsinn oder Tastsinn beizählte, der nach ihm nicht bloss in der Haut sondern auch in den Muskeln und in den andern innern Organen seinen Sitz haben sollte. Diese Ansicht wurde mit triftigen Gründen von E. H. Weber widerlegt, welcher einige der Einzelgefühle, die das Gemeingefühl zusammensetzen, zuerst schärfer von einander trennte; Gemeingefühl nannte er dann einfach das Bewusstsein von dem Zustand unserer sämmtlichen Empfindungsnerven. Dass übrigens das Gemeingefühl nicht, wie man mit Weber allgemein annahm, einfach als die Summe der Einzelgefühle betrachtet werden kann, sondern dass es aus den letzteren durch einen bestimmten psychologischen Process hervorgegangen sein muss, habe ich in meinen Beiträgen nachgewiesen *). Diejenigen für das Gemeingefühl bedeutungsvollen Einzelgefühle, die für bestimmte Functionen eine Wichtigkeit haben, wie das Hunger- und Durstgefühl, sind gehörigen Orts schon erörtert worden.

---

*) Weber, Handwörterb. der Phys., Bd. 3, 2. Wundt, Beiträge, 6. Abhandlung.

2. Der Gesichtsinn.

§. 207. Bau des Auges.

Das Auge ist ein nahehin kugelförmiges Organ mit hinter einander gelegenen durchsichtigen Theilen, die von mehreren Häuten, deren vorderste gleichfalls durchsichtig ist, umschlossen sind. Die Form des Auges weicht von derjenigen einer Kugel merklich ab, indem die hintere Seite abgeplattet und der Aequator oben, unten, rechts und links durch die hier verlaufenden geraden Augenmuskeln etwas eingedrückt ist. Als Axe des Auges bezeichnet man eine durch den Mittelpunkt des ganzen Auges und den Mittelpunkt der durchsichtigen Augenhaut gezogene Linie. Die Grösse dieser Linie schwankt am menschlichen Auge nach den Messungen Krause's zwischen 10,5 und 11 Par. Linien.

Die im Innern des Auges sich befindenden durchsichtigen Theile sind: 1) die in der vordern Augenkammer angesammelte wässerige Feuchtigkeit (Fig. 81, B); 2) die Krystalllinse (L) ein farbloser, bicon-

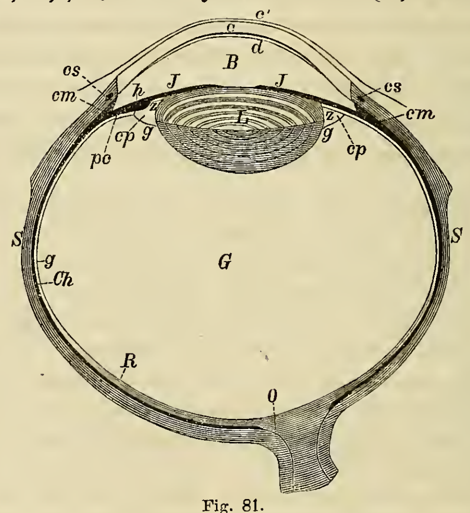


Fig. 81.

vexer Körper, dessen Vorderfläche etwas weniger gewölbt ist, als die hintere, und der von einer glashellen, structurlosen Membran, der Linsenkapsel, umschlossen wird; die Substanz der Linse selbst besteht aus Fasern (§. 21), sie ist von gallertartiger Consistenz, an der Peripherie weicher, gegen den Kern hin fester, und hat die Eigenschaft das Licht stark und doppelt zu brechen; 3) der Glaskörper (G), eine weiche, fast flüssige Masse, die von einer structurlosen Membran, der Glashaut (g), umhüllt ist, letztere ist mit ihrer vordern Fläche an die hintere Wand der Linsenkapsel befestigt.

Wässerige Feuchtigkeit, Linse und Glaskörper sind von drei in ein-

ander geschachtelten Systemen von Häuten eingeschlossen: 1) von der äusseren festen Kapsel des Augapfels, der Sehnenhaut (Sclerotica) und der durchsichtigen Augenhaut (Cornea) (S und C Fig. 81), 2) von der Uvea oder Gefässhaut, die aus der die Innenfläche der Sclerotica überziehenden Aderhaut oder Chorioidea (Ch) mit dem Ciliarkörper (h) und der vorn als bewegliche Blendung die Pupille umgebenden Regenbogenhaut, Iris (J) besteht, 3) von der Netzhaut oder Retina (R)', die den Glaskörper einschliesst, und die vorn vermittelst der Zonula Zinnii (z) an die Linse sich ansetzt.

Die Sclerotica ist eine weisse, aus Sehnengewebe bestehende derbe Membran, welche den Augapfel an seinem grössten Theil umgibt und hauptsächlich die Form desselben bestimmt. In sie ist vorn die Cornea eingefügt, eine ebenfalls feste, aber vollkommen durchsichtige Membran, die von vorn nach hinten aus folgenden Schichten zusammengesetzt ist: aus einem Pflasterepithelium, das auf sie von der Bindehaut der Augenlider aus sich fortsetzt (c'), aus der eigentlichen Substanz der Hornhaut, die dem Knorpel verwandt ist und aus Zellen mit einer homogenen, aber leicht in Platten oder Fasern zerfallenden Intercellularsubstanz besteht, und endlich aus der Descemet'schen Haut oder Wasserhaut (d), einer dünnen, structurlosen Membran, die nach innen, wo sie die vordere Augenkammer begrenzt, mit einer Schichte polygonaler Epithelzellen überkleidet wird. An der Grenze zwischen Hornhaut und Sclerotica liegt der Schlemm'sche Kanal (cs), ein venöser Sinus, der durch das Auseinanderweichen der elastischen Fasern der Sclerotica entsteht.

Das System der Uvea besteht aus einem bindegewebigen Stroma, das von zahlreichen Gefässen durchzogen und auf seiner inneren Fläche mit einer Lage von Pigmentzellen bedeckt ist. An zwei Stellen ist die Uvea fest mit der Sclerotica verbunden: an der Eintrittsstelle des Sehnerven (O) und an der inneren Wand des Schlemm'schen Kanals (cs); letztere Befestigung bildet zugleich die Grenze zwischen Aderhaut und Iris. Die Aderhaut besteht in ihrem hintern Abschnitt fast bloss aus Gefässen und einem spärlichen Bindegewebe, in ihrem vordern Abschnitt legt sich auf ihre äussere Fläche ein aus glatten Fasern bestehender Muskel, der Ciliarmuskel (cm), und unter diesem bildet das Aderhautgewebe regelmässige Falten, die Ciliarfortsätze. Die Fig. 81 zeigt auf der linken Seite den ganzen Querschnitt einer Falte (pc). Der Ciliarmuskel verbindet die Wölbung der Aderhaut mit der innern Wand des Schlemm'schen Kanals und kann daher ebensowohl die Aderhaut anspannen wie die Wand des Schlemm'schen Kanals, den Ansatzpunkt der Iris, nach hinten rücken. Die Ciliarfortsätze trennen sich von dem Ciliarmuskel und endigen mit frei hervorstehenden Spitzen auf der hintern Seite der Iris. Die Iris besteht gleich der Aderhaut aus einer bindegewebigen, gefässreichen Grundlage, die auf ihrer hinteren Seite mit Pigmentzellen bekleidet ist, welche letzteren häufig noch in das Stroma sich erstrecken

und dann eine dunklere Färbung der Regenbogenhaut verursachen. Auf ihrer vordern Seite liegt ein Epithel, die Fortsetzung des Epithels der Wasserhaut. Ausserdem gehen zwei Lagen glatter Muskelfasern in das Gewebe der Iris ein. Die eine, der Schliessmuskel der Pupille, umgibt als ein schmaler Ring den Rand der Pupille. Die andere, der Erweiterer der Pupille, verläuft mit strahligen Fasern von der Wand des Schlemm'schen Kanals entspringend und verliert sich in den Fasern des Ringmuskels. Beide Muskellagen liegen unter dem Bindegewebsstroma, nach hinten nur noch bedeckt von der Pigmentzellenschichte. Die Iris ist schwach nach vorn gewölbt, zuweilen auch vollkommen glatt, und sie liegt dicht der Linse an.

Von der schwachen Wölbung der Iris überzeugt man sich nach Helmholtz, indem man ein Licht vor das beobachtete Auge stellt und durch eine Sammellinse dessen Strahlen auf einen Punkt der Hornhaut concentrirt. Es bildet dann der Brennpunkt auf der Hornhaut eine neue Lichtquelle, deren Strahlen nicht weiter gebrochen werden und, wenn sie schief auf die Iris fallen, Schlagschatten auf dieser entwerfen, aus denen man auf die Hervorwulstung des vordern Randes der Iris schliessen muss Durch dasselbe Verfahren überzeugt man sich davon, dass die Iris dicht der Linse aufliegt, und dass nicht, wie man früher angenommen hatte, ein besonderer Raum zwischen Iris und Linse, eine s. g. hintere Augenkammer, existirt. Man beobachtet nämlich, dass bei schräger Beleuchtung die Iris keinerlei Schlagschatten auf die Linse wirft.

Die Netzhaut oder Retina ist die flächenförmige Ausbreitung des Sehnerven mit den zugehörigen Endorganen der Nervenfasern. Sie ist eine im frischen Zustand durchsichtige, an todten Augen milchweisse Membran, die nach vorn hin allmälig sich verdünnt und am Anfang der Ciliarfortsätze mit einem gezackten Rande, der sowohl an die Ciliarfortsätze wie an die Glashaut angewachsen ist (ora serrata retinae) endigt. Folgende Schichten setzen von aussen nach innen die Netzhaut zusammen: 1) die Schichte der Stäbchen und Zapfen. (Fig. 82, 1). Beide sind Cylinder aus einer stark lichtbrechenden Substanz, die ersteren schmäler und länger (0,0018 Mm. in der Dicke und 0,063—0.081 in der Länge), die letztern dicker und kürzer (0,0045—0,0065 Mm. in der Dicke messend). Jeder Zapfen geht an seinem äusseren Ende in ein Stäbchen (a), an seinem innern Ende in einen kernhaltigen, birnförmigen Körper (b) über. Die Zapfen stehen am dichtesten in der Mitte der Netzhaut, namentlich an einer vom Sehnerveneintritt nach der Schläfe zu gelegenen gelblichen Stelle, dem gelben Fleck (macula lutea); die Zwischenräume der Zapfen werden von den Stäbchen ausgefüllt. Die ganze Schichte fehlt völlig an der Eintritts-

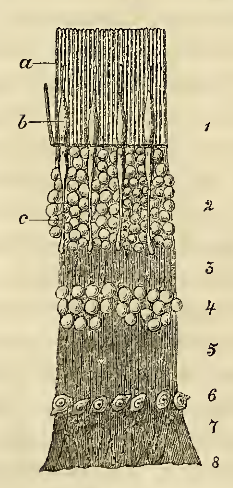


Fig. 82.

stelle des Sehnerven. 2) Die Körnerschichten, deren man vier, die äussere Körnerschichte (2), die Zwischenkörnerschichte (3), die innere Körnerschichte (4) und die feingranulirte Schichte (5), unterscheidet. Die Grundlage dieser Schichten bilden äusserst feine Fasern, die Müller'schen Fasern, die von den Stäbchen und Zapfen ausgehen (c), sich mannigfach verästeln und in eine feinkörnige Substanz eingebettet liegen. 3) Die Nervenzellenschichte (6). Sie besteht aus grossen Nervenzellen, die theils mit Sehnervenfasern theils mit Fasern der Körnerschichten zusammenhängen. 4) Die Nervenfaserschichte (7), die aus der Ausbreitung des Sehnerven hervorgeht und sich radial über die ganze Netzhaut mit Ausnahme des gelben Flecks ausbreitet. Zwischen den Nervenfasern hindurch laufen die Enden der Müller'schen Fasern. Grösstentheils in der Nervenfaserschichte, zum Theil auch noch in der Nervenzellenschichte liegen die von der Mitte des Sehnerven an sich baumförmig verästelnden Gefässe der Netzhaut (art. und ven. centralis retinae). 5) Die Grenzmembran (membrana limitans) (8), eine glashelle Haut, an welche sich die Müller'schen Fasern ansetzen, und welche die Netzhaut nach innen abgrenzt. An ihrem vordern gezackten Rande geht die Netzhaut in eine dünne Lage von Zellen über, welche die hintere Fläche der Ciliarfortsätze überzieht, und welche man, obgleich sie keine der charakteristischen Retinaelemente mehr enthält, als Ciliartheil der Retina bezeichnet. Zwischen sie und die Glashaut schiebt sich noch eine andere Membran ein, die Zonula Zinnii. Diese drei Membranen, Glashaut, Zonula Zinnii und Membrana limitans, sind an der ora serrata fest mit einander verwachsen. Im weiteren Verlauf sind dann Membrana limitans und Zonula Zinnii dicht an einander und an dem Strahlenkörper befestigt. Am Rand der Linse trennt sich aber die Zonula, um sich hier in einer gewellten Linie mit den Enden ihrer Falten an die Linsenkapsel anzusetzen. Zwischen der vorn an der Linsenkapsel befestigten Zonula und der hinten an derselben angehefteten Glashaut kommt so ein kreisförmiger Kanal zu Stande, der Canalis Petitii (cp Fig. 81).

Ausser diesen wesentlichen Bestandtheilen des Augapfels haben wir hier noch der äussern Muskeln des Auges Erwähnung zu thun als solcher Hülfsorgane, die für die Leistungen des Gesichtsinns von fundamentaler Bedeutung sind. Durch sechs Muskeln kommen die Bewegungen des Auges zu Stande: durch den äussern und innern geraden, den oberen und unteren geraden und den oberen und unteren schiefen Augenmuskel. Die vier erstgenannten entspringen am Umfang des Sehnervenlochs und heften sich gegenüberliegend an den äussern und innern, an den obern und untern Umfang des Augapfels. In Fig. 83 ist das linke Auge mit seinen Muskeln von oben gesehen dargestellt: a ist der äussere, b der innere, c der obere gerade Muskel, der letztere verdeckt den ihm entsprechend verlaufenden unteren geraden

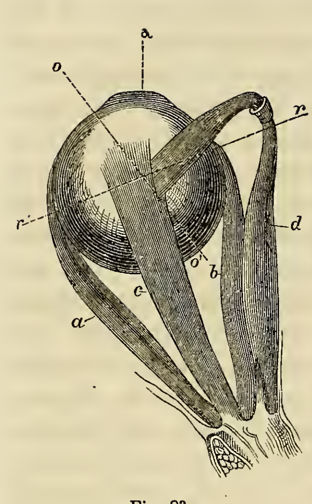


Fig. 83.

Muskel. Der obere schiefe Muskel (d) läuft, nachdem er vom Rand des Sehnervenlochs entsprungen, an der innern obern Seite der Augenhöhle nach vorn, seine Sehne tritt hier durch eine kleine Schleife und heftet sich dann an der oberen Seite des Augapfels an. Der untere schiefe Muskel (in der Fig. nicht sichtbar) entspringt vom innern vordern Umfang der Augenhöhle, läuft unter dem Augapfel nach der Schläfenseite herüber und befestigt sich am äussern hintern Umfang der Augenhöhle.

Nach dieser übersichtlichen Darstellung der für die Functionen des Gesichtsinns wichtigsten Theile des Sehorgans, gehen wir zur Betrachtung jener Functionen selber über. Hier haben wir zunächst den Gang der von aussen kommenden Lichtstrahlen bis zur Entwerfung des Bildes auf der Netzhaut zu verfolgen, sodann den Erfolg der Einwirkung des Lichtes auf die Netzhaut, die Empfindung, näher zu betrachten und endlich zu untersuchen, wie aus der Verarbeitung der Gesichtsempfindungen das Endresultat des Sehactes, die Gesichtsvorstellung, hervorgeht. Wir handeln daher 1) von dem Gang der Lichtstrahlen im Auge, 2) von den Licht- und Farbeempfindungen und 3) von der Verarbeitung der Gesichtsempfindungen zu Vorstellungen.

A. Gang der Lichtstrahlen im Auge.

§. 208. Allgemeine optische Eigenschaften des Auges.

Da die durchsichtigen Medien des Auges nahehin kugelförmige Flächen darstellen, die einem centrirten System angehören, d. h. deren Mittelpunkte in einer einzigen Axe liegen, so stimmt die optische Wirkung des Auges im wesentlichen überein mit der Wirkung einer convexen Glaslinse oder Sammellinse. Das Auge vereinigt gleich einer solchen parallel einfallende Lichtstrahlen und macht divergent einfallende Strahlen entweder gleichfalls convergent oder vermindert wenigstens ihre Divergenz. Man nennt bei allen Linsen den Vereinigungspunkt der von einem Lichtpunkt ausgehenden Strahlen das optische Bild jenes Punktes. Beim Auge ist, wie bei allen Convexlinsen, dieses Bild ein reelles (nicht, wie bei den Concav- oder Zerstreuungslinsen, ein virtuelles), d. h. es schneiden sich die Lichtstrahlen selbst, nicht bloss ihre nach rückwärts gezogenen Verlängerungen. Den Ort des leuchtenden Punktes und seines Bildes bezeichnet man auch als conjugirte

Vereinigungspunkte. Denjenigen Ort, in welchem parallel einfallende Strahlen sich vereinigen, nennt man den Brennpunkt, und zwar unterscheidet man einen hinteren und einen vorderen Brennpunkt, jenen als den Vereinigungspunkt der auf die Vorderfläche der Linse, diesen als den Vereinigungspunkt der auf die Hinterfläche der Linse auffallenden parallelen Strahlen. Da der Ausgangsort paralleler Strahlen in unendlicher Ferne liegt, so kann man den Brennpunkt auch das optische Bild oder den conjugirten Vereinigungspunkt eines in unendlicher Ferne gelegenen Punktes nennen.

Gehen die auf eine Convexlinse auffallenden Strahlen nicht bloss von einem einzigen sondern von mehreren leuchtenden Punkten aus, so entspricht einem jeden solchen Objectpunkt auch ein Bildpunkt, und wenn die Linse hinreichend das Licht sammelt, um die Strahlen convergent zu machen, so entsteht daher ein reelles Bild von jedem ausgedehnten, aus einer grossen Zahl leuchtender Punkte bestehenden Gegenstand. Wenn die leuchtenden Punkte in einer auf der Axe der Linse senkrechten Ebene und der Axe sehr nahe liegen, so dass die Einfallswinkel ihrer Strahlen sehr klein sind, so liegt auch das Bild in einer auf der Axe senkrechten Ebene. Der Ort des Bildes liegt um so näher dem Brennpunkt, in je grösserer Ferne sich das Object befindet; in dem Masse, als das Object dem Auge näher rückt, rückt der Ort des Bildes über den Brennpunkt hinaus. Verfolgt man den Weg der von den einzelnen Punkten des Objectes ausgehenden Strahlenbüschel, so ergibt sich, dass das durch eine Sammellinse entstehende Bild immer die umgekehrte Lage hat, und dass es kleiner ist als der Gegenstand, letzteres um so mehr, je grösser die Brechkraft der Linse ist.

Die Brechung des Lichtes durch eine Sammellinse hängt ab 1) von der Krümmung der brechenden Flächen und 2) von dem Brechungsverhältniss. Unter letzterem versteht man die Abhängigkeit des Brechungswinkels von dem Einfallswinkel des Lichtstrahls, d. h. die Abhängigkeit derjenigen Winkel, welche der einfallende und der gebrochene Strahl mit einer auf der Tangente des betreffenden Punktes der brechenden Fläche senkrechten Linie, dem s. g. Einfallsloth, bilden. Dieses Verhältniss ist ein solches, dass die Sinus jener Winkel sich verhalten wie die Fortpflanzungsgeschwindigkeiten des Lichts in den beiden Medien. Um bestimmte Zahlen für das Brechungsvermögen der Körper aufstellen zu können, nimmt man ihr Brechungsverhältniss zum luftleeren Raum. So ist z. B. das Brechungsverhältniss für den Uebergang aus dem luftleeren Raum in Luft = 1,000294, aus dem luftleeren Raum in Wasser = 1,336. Das Verhältniss beider Zahlen gibt das Brechungsverhältniss aus Luft in Wasser. Hat man ein dichteres Medium mit einer convexen Oberfläche (Fig. 84) und vor dieser ein Object ab, so wird durch die Linien ama′, ana′, apa′ u. s. w. die Brechung des Lichts durch diese Oberfläche dargestellt. Der Strahl cmc′, welcher mit der Axe zusammenfällt, geht ungebrochen hindurch, da hier die Axe zugleich Einfallsloth und der Einfallswinkel also null ist. Die Strahlen cn und cp dagegen, die in gleichen Entfernungen von der Axe die Linse treffen, erfahren eine gleich grosse Brechung, sie treffen also mit dem Strahl cm in einem ein-

zigen Punkt c' zusammen, dasselbe lässt sich in Bezug auf alle andern von c ausgehenden Strahlen zeigen, und c' ist daher das Bild von c. Die Strahlen an

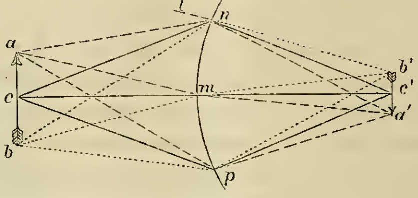


Fig. 84.

und bn bilden mit dem im Punkt n errichteten Einfallsloth l ebenfalls Winkel, und zwar ist der Einfallswinkel von an kleiner, der von bn grösser als der Einfallswinkel von cn. Wird an nach dem Einfallsloth gebrochen, so geht es in der Richtung n a' weiter, wird b n gebrochen, so geht es in der Richtung n b' weiter. Ebenso lässt sich nachweisen, dass der Strahl a p nach der Brechung in der Richtung p a', ein Strahl b p in der Richtung p b' weiter gehen muss, und ähnlich für alle andern von a und b ausgehenden Strahlen. Somit ist auch a' das Bild von a und b' das Bild von b. Man nennt Licht, dessen Strahlen, wie a p, a n, a m, alle von einem Punkt ausgehen, homocentrisches Licht. Das Brechungsgesetz durch eine convexe Fläche oder durch ein System solcher Flächen kann man daher auch so ausdrücken: Licht, welches vor der Brechung homocentrisch war, wird entweder in einem Punkt vereinigt oder ist nach der Brechung wieder homocentrisch. Durch eine biconvexe Sammellinse wird, wie unmittelbar aus der Fig. 85 hervorgeht, das Licht noch früher vereinigt als durch eine einzige convexe Oberfläche, da beim Uebertritt in das weniger dichte Medium der Strahl sich vom hier errichteten Einfallsloth l' entfernen muss, das letztere aber die entgegegensetzte Richtung hat als das Einfallsloth l an der Eintrittsstelle.

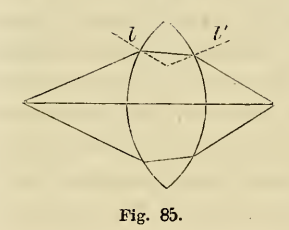


Fig. 85.

Im Auge wird durch die hinter einander liegenden Flächen der brechenden Medien wie durch eine Sammellinse von jedem Object ein verkehrtes und verkleinertes Bild entworfen, welches, wenn das Object sehr entfernt ist, die Lichtstrahlen also nahehin parallel einfallen, im normalen Auge genau auf der Fläche der Netzhaut liegt. Die Netzhaut ist daher für das brechende System des Auges der Ort des Brennpunktes. Das lebende Auge besitzt aber ausserdem das Vermögen, durch eine in seinem Innern stattfindende Muskelwirkung seine brechende Kraft zu verändern, so dass, sobald die Veränderung eintritt, die Strahlen näher gelegener Objecte auf der Netzhaut vereinigt werden können. Man nennt diese Veränderung die Accomodation oder die Anpassung für Nähe und Ferne.

Davon dass das Bild entfernter Objecte im Hintergrund des Auges entworfen wird, kann man sich an den Augen eben getödteter Thiere leicht überzeugen; besonders geeignet dazu sind wegen ihrer Pigmentlosigkeit die Augen weisser Kaninchen. Richtet man die Hornhaut eines solchen Auges gegen ein entferntes

Fenster, so sieht man ein verkleinertes und verkehrtes Bild des Fensters auf der hintern Fläche der Sclerotica. Deutlicher noch ist dieses Bild wahrzunehmen, wenn man an der betreffenden Stelle vorsichtig die Sclerotica und die Chorioidea mit ihrer Pigmentschichte entfernt. Bei Individuen mit sehr vorspringenden Augen kann man das Scleroticabildchen sogar am lebenden Menschen beobachten, man lässt das Auge stark nach aussen gegen eine Kerzenflamme drehen und sieht dann das verkehrte Bild der Flamme in der Gegend des inneren Augenwinkels. Stellt man mehrere Flammen in verschiedenen Entfernungen auf, so bemerkt man, dass immer nur das Bild einer einzigen deutlich ist, dass aber das Auge die Fähigkeit besitzt, abwechselnd das eine und das andere Bild deutlich zu machen.

Das Auge hat, wie aus diesen Versuchen hervorgeht, die grösste Aehnlichkeit mit einer Camera obscura. Dieses Instrument besteht aus einem innen geschwärzten Kasten, der vorn eine verschiebbare Röhre enthält, in welche eine Linse eingesetzt ist, und der hinten durch eine matte Glastafel abgeschlossen wird. Wendet man nun die Linse gegen ein entferntes Object, so sieht man auf der Glastafel ein umgekehrtes verkleinertes Bild desselben. Nähert man das Object dem Kasten, so wird das Bild verwaschen und undeutlich, es kann aber alsbald wieder deutlich gemacht werden, wenn man die Röhre etwas herauszieht. Statt durch Verlängerung der Entfernung zwischen der brechenden und der auffangenden Fläche könnte das Bild des genäherten Objectes auch dadurch deutlich gemacht werden, dass man die brechende Kraft der Linse durch Vergrösserung ihrer Krümmung erhöhte. Wir werden sehen, dass bei der Accomodation des Auges der letztere Fall stattfindet.

Die oben angeführte Regel, dass Strahlen, deren Einfallswinkel sehr klein sind, in einer auf der Axe des brechenden Systems senkrechten Ebene wieder zu einem Bilde vereinigt werden, gilt streng genommen nur für Strahlen, deren Einfallswinkel verschwindend klein sind. Am Auge werden zwar die entfernter von der Axe auffallenden Strahlen durch die bewegliche Blendung, die Iris, abgehalten, trotzdem bilden schon die am Rand der Pupille eindringenden Strahlen einen merklichen Winkel mit dem Einfallsloth, so dass hier die von einem Punkt ausgehenden Strahlen nicht vollkommen in einem einzigen Punkte wieder vereinigt werden. Man bezeichnet die hierdurch entstehende Abweichung als Abweichung wegen der Kugelgestalt (sphärische Abweichung) oder allgemeiner, weil diese Abweichung auch bei einfarbigem Licht zu beobachten ist, als monochromatische Abweichung.

Ein anderer Grund, aus welchem die von brechenden Flächen entworfenen Bilder undeutlich werden können, sobald die Einfallswinkel der Strahlen beträchtlicher werden, besteht in der verschiedenen Brechbarkeit des verschiedenfarbigen Lichtes. Die Ränder der Bilder werden dann von farbigen (meist blauen oder gelbrothen) Säumen umgeben. Man bezeichnet diese Abweichung, die im Auge jedenfalls in geringem Masse zur Geltung kommt, als die Abweichung wegen der Farbenzerstreuung oder als chromatische Abweichung.

Man kann sich sowohl von der sphärischen als von der chromatischen Abweichung leicht mittelst der Camera obscura überzeugen. Bringt man vor der

Linse eine enge Blendung an, so sind beide Abweichungen ziemlich gering. Lässt man die Blendung weg, so macht sich zunächst die chromatische Abweichung durch die Farbensäume der Bilder geltend. Beleuchtet man aber auch bloss mit einfarbigem Lichte, so zeigen doch noch die Umrisse der Bilder eine gewisse Ungenauigkeit. Diese rührt von der sphärischen Abweichung her. Die chromatische Abweichung kann durch eine passende Verbindung von Linsen, die aus verschiedenem Stoffe bestehen, fast vollständig aufgehoben werden. Man erhält so ein achromatisches Linsensystem. Auch die sphärische Abweichung kann durch passende Zusammenstellung der brechenden Flächen sehr verringert werden: es entsteht dann ein aplanatisches Linsensystem.

§. 209. Gestalt und Brechungsverhältniss der optischen Medien des Auges.

Zur Bestimmung der Gestalt der brechenden Medien des Auges bedarf es der Kenntniss dreier brechender Flächen: der Hornhautoberfläche, der vordern und der hintern Linsenfläche. Die wässerige Feuchtigkeit füllt bloss den Raum zwischen Hornhaut und Linse aus, und der Glaskörper schliesst unmittelbar der hintern Linsenfläche sich an, für beide bedarf es daher keiner besonderen Formbestimmung.

Die Form der Hornhaut nähert sich dem Abschnitt eines Rotationsellipsoids, welches um seine längere Axe gedreht ist. Genauer noch lässt sich die Krümmung der Hornhautoberfläche als eine solche bezeichnen, bei welcher jeder durch einen centralen Scheitel gehende Meridian eine nahehin elliptische Form darstellt, und wobei zugleich der Krümmungsradius am Scheitel der einzelnen Ellipsen wenig verschieden ist; derselbe beträgt im Mittel ungefähr 7,5 Millim., dagegen zeigt die Excentricität der Ellipsen (die Entfernung der beiden Brennpunkte) bedeutendere Verschiedenheiten.

Die Bestimmung der Form der Hornhautoberfäche ist von grosser Wichtigkeit, da an ihr das in das Auge einfallende Licht seine hauptsächliche Brechung erfährt. Nach den früheren ungenaueren Messungen von Senff und Kohlrausch hat zuerst Helmholtz exacte Methoden zur Bestimmung der Gestalt der Hornhautoberfläche angewandt. Seine Resultate, welche die Elemente für den horizontalen Durchschnitt der Hornhaut dreier weiblicher Individuen zwischen 25 und 30 Jahren geben, sind in untenstehender kleiner Tabelle enthalten.

Bezeichnung des Auges:	O. H.	B. P.	J. H.
Krümmungsradius im Scheitel (r)	7,338	7,646	8,154
Quadrat der Excentricität (e^2)	0,4367	0,2430	0,3037
Halbe grosse Axe (a)	13,027	10,100	11,711
Halbe kleine Axe (b)	9,777	8,788	9,772
Winkel zwischen grosser Axe und Gesichtslinie (α)	4°19′	6°43′	7°35′
Horizontaler Durchmesser des Umfangs	11,64	11,64	12,092
Abstand des Scheitels von der Basis	2,560	2,531	2,511

Knapp hat neuerdings diese Messungen vervollständigt, indem er an mehreren Augen auch die Elemente des verticalen Durchschnitts der Hornhaut und den Krümmungsradius an einigen vom Scheitel abgelegenen Punkten bestimmte. Es zeigte sich hierbei, dass niemals die Krümmung des verticalen Meridians mit

derjenigen des horizontalen völlig übereinstimmt. Wir geben beispielsweise die Resultate einer an dem normalsichtigen Auge eines 15jährigen Individuums durchgeführten Messungsreihe. Wir bezeichnen mit r_0 den Krümmungsradius in der Gesichtslinie und mit r_1 und r_2 zwei Krümmungsradien, die um 21°51′ nach rechts und links oder nach oben und unten vom Scheitel entfernt liegen.

	r_0	r_1	r_2	r	e^2	a	b	α
Horizontal:	8,0668	8,2802	8,8148	8,0303	0,2616	10,875	9,3448	6°5′
Vertical:	8,2572	8,6929	8,7856	8,2555	0,2895	11,629	9,7940	1°4′

Mit r_2 ist in dieser Tabelle der grösste der drei bestimmten Radien bezeichnet. Er liegt bei der horizontalen Ellipse immer auf der Nasenseite, bei der verticalen dagegen bald über bald unter dem Scheitel, im letztern Fall weicht auch die Gesichtslinie nach unten vom Scheitel ab.

Die von Helmholtz eingeschlagene Methode zur Bestimmung des Krümmungshalbmessers der Hornhaut beruht auf der genauen Messung des Verhältnisses der Grösse eines Objectes zur Grösse seines von der Hornhaut reflectirten Spiegelbildes. Wenn nämlich das Spiegelbild verhältnissmässig sehr klein ist, so dass der Theil der Hornhaut, von welchem es entworfen wird, als Theil einer Kugeloberfläche angesehen werden kann, so verhält sich die Grösse des Objects zur Entfernung des Objects vom Auge wie die Grösse des Bildchens zum halben Krümmungsradius. Die Grösse des Objectes und seine Entfernung vom Auge sind leicht zu messen, und es handelt sich also nur um die genaue Messung des Hornhautbildchens, welche letztere namentlich wegen der nicht ganz zu vermeidenden Schwankungen des Kopfes Schwierigkeiten bietet; die früheren Messungen von Senff und Kohlrausch sind hierdurch unsicher geworden. Helmholtz hat zur Beseitigung dieser Schwierigkeiten ein eigenes Instrument, das Ophthalmometer, construirt, welches die Messung von geringen Schwankungen des Bildchens völlig unabhängig macht. Das Instrument besteht aus einem Fernrohr, vor welchem sich ein Kasten mit zwei über einander stehenden, vollkommen gleichen planparallelen Glasplatten befindet. Diese Glasplatten sind um genau messbare Winkel drehbar, und zwar so, dass immer beide mit einander, aber in entgegengesetzter Richtung sich drehen; hat man also z. B. der oberen Glasplatte die Stellung a b gegeben, so hat damit die untere von selber die Stellung c d angenommen. Betrachtet man nun mit dem Fernrohr durch die Glasplatten das Hornhautbildchen eines leuchtenden Objects, so sieht man dasselbe einfach, wenn die Platten sich in ihrer Anfangsstellung e f befinden, man sieht es aber doppelt, sobald die Platten aus dieser Anfangsstellung abgelenkt sind, denn nun wird das Bild p durch die Platte a b noch p_1 und durch die Platte c d nach p_2 gebrochen: man sieht also Doppelbilder, die um die Strecke p_1 p_2 von einander entfernt sind. Zu messenden Beobachtungen benützt man die Hornhautreflexe von Lichtflammen, die sich in einer gewissen Distanz von einander befinden, und man stellt die Glasplatten so ein, dass die Doppelbilder dieser Distanz genau sich am innern Rand berühren, so dass also dieselbe durch die Brechung in den Glasplatten des Ophthalmometers gerade verdoppelt wird; man bezeichnet zu diesem Zweck den einen Theilpunkt des Massstabes durch eine kleine Lichtflamme, einen andern durch zwei ebensolche neben einander stehende Flammen, und man dreht nun die Platten so weit, dass das eine Bild der einzelnen Flamme genau in die Mitte

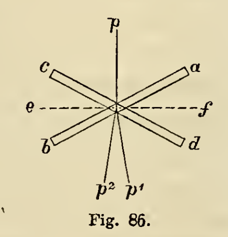


Fig. 86.

zwischen das eine der Doppelbilder der beiden andern Flammen fällt. Aus dem Winkel, um welchen hierbei die Ophthalmometerplatten gedreht werden mussten, lässt sich, wenn die Dicke h und das Brechungsverhältniss n derselben bekannt ist, die Entfernung E, welche die zwei Punkte des Massstabes im Hornhautbild haben, berechnen. Es ist nämlich $E = 2h \frac{\sin(\alpha - \beta)}{\cos. \beta}$, wobei α den ∠ bezeichnet, welcher durch das Instrument gemessen wurde, und $\sin. \alpha = n \sin. \beta$ ist. Es ist dann, wenn mit D die Distanz der Theilpunkte des Massstabes, mit S die Entfernung des Massstabes vom Auge und mit R der Krümmungshalbmesser bezeichnet wird, nach der früher aufgestellten Proportion $R = \frac{2ES}{D}$. n und h können für jedes Instrument ein für allemal bestimmt werden *).

Ueber die Gestalt der hintern Hornhautfläche existiren keine genaueren Messungen; jedenfalls ist sie von der vordern nicht erheblich verschieden; ausserdem kann man, wie wir unten sehen werden, das Brechungsverhältniss von Hornhaut und wässeriger Feuchtigkeit als gleich voraussetzen, die Brechung an der hintern Hornhautfläche demnach vernachlässigen.

Die Form der vordern und hintern Fläche der Krystalllinse am lebenden Auge zu bestimmen, ist bis jetzt noch nicht möglich gewesen. Nach den Messungen an herausgenommenen Linsen nähert sich die Krümmung an beiden Flächen, namentlich in der Nähe des Scheitels, so sehr der Kugelform, dass sie um so mehr als kugelförmig vorausgesetzt werden darf, da die Seitentheile der Linse durch die Iris abgeblendet sind. Die hintere Linsenfläche ist etwas stärker gekrümmt als die vordere. So fand Knapp den Krümmungshalbmesser der vordern Linsenfläche an vier Augen wechselnd zwischen 7, 8 und 9 Millim., den Krümmungshalbmesser der hintern Linsenfläche zwischen 5,3 und 6,9 Millim. Man kann annehmen, dass der Scheitel der vordern und der Scheitel der hintern Linsenfläche mit dem Hornhautscheitel in einer Axe liegen, d. h. dass das System der brechenden Flächen des Auges genau centrirt ist; wenigstens ist die Abweichung von der Centrirung so gering, dass sie vernachlässigt werden darf. Der Abstand des vordern Linsenscheitels vom Hornhautscheitel beträgt 2,9 — 3,1 Mm., der Abstand des hinteren Linsenscheitels vom Hornhautscheitel 7,1—7,5 Mm. Hiernach beträgt die Dicke der Linse 4—4,6 Mm.

Nach C. Krause ist die Form der Krystalllinse an der Vorderfläche ein Stück eines abgeplatteten Rotationsellipsoids, an der hintern Fläche ein Rotationsparaboloid. Uebrigens sind Krause's Messungen mit dem Cirkel und an herausgenommenen Krystalllinsen angestellt. Im lebenden Auge liessen sich die Formbestimmungen ähnlich wie bei der Hornhaut durch Messung der Spiegelbildchen leuchtender Gegenstände ausführen, wenn nicht die Spiegelbildchen der Linse zu lichtschwach wären. Diese lassen sich dagegen benützen, wenn man sie mit einem Hornhautbildchen von bekannter Grösse vergleicht. Helmholtz

*) Helmholtz, Archiv für Ophthalmologie, Bd. 2, und physiolog. Optik, Lieferg. 1. Knapp, die Krümmung der Hornhaut, Heidelberg 1860.

liess zwei vertical übereinanderstehende helle Flammen von der Linse, zwei kleinere schwächere Flammen von der Hornhaut spiegeln und stellte die letzteren so, dass ihre Spiegelbilder dicht neben den Linsenspiegelbildern der grossen Flammen erschienen, und dass ihr Abstand dem der letzteren gleich wurde. Es verhalten sich dann die Brennweiten der verglichenen spiegelnden Systeme umgekehrt wie die Abstände der beiden Flammenpaare, und aus der Brennweite kann unmittelbar der Krümmungshalbmesser berechnet werden. Auf diese Weise lässt sich der Krümmungshalbmesser sowohl für die vordere wie für die hintere Linsenfläche bestimmen *).

Die Brechungsverhältnisse der Hornhaut, der wässerigen Feuchtigkeit und des Glaskörpers sind nicht viel grösser als dasjenige des Wassers, und sie sind alle drei so wenig verschieden, dass sie ohne erheblichen Fehler einander gleichgesetzt werden können. Grösser ist dagegen die brechende Kraft der Krystalllinse. Dabei besitzt aber die Linsensubstanz nicht in allen ihren Schichten das gleiche Brechungsverhältniss, sondern dieses nimmt von aussen nach innen zu, der Kern der Linse ist stärker brechend als die Peripherie. Durch diesen Umstand wird die brechende Kraft der Linse bedeutend vergrössert, denn die Brennweite der ganzen Linie wird dadurch kleiner, als wenn selbst ihre ganze Masse den Brechungsindex des Kern besässe.

Wir stellen die über das Brechungsverhältniss der optischen Medien des Auges von Brewster, W. Krause und Helmholtz angestellten Messungen in der folgenden Tabelle zusammen; in derselben ist unter n die für das Brechungsverhältniss des destillirten Wassers gefundene Zahl verzeichnet.

Beobachter.	Hornhaut.	Wässerige Feuchtigkeit.	Glaskörper.	Krystalllinse. Aeussere Schichte.	Mittlere Schichte.	Kern.
Brewster n = 1,3358	—	1,3366	1,3394	1,3767	1,3786	1,3839
Krause n = 1,3342	1,3507	1,3420	1,3485	1,4053	1,4294	1,4541
Helmholtz n = 1,3354	—	1,3365	1,3382	1,4189	—	—

Dass das totale Brechungsvermögen der Linse grösser als das mittlere Brechungsvermögen ihrer einzelnen Schichten und selbst grösser als das Brechungsvermögen des dichtesten Theils, des Kernes, ist, hat schon Listing ausgesprochen und dann Helmholtz näher erwiesen. Man wird diese auf den ersten Blick auffallende Thatsache verständlich finden, wenn man erwägt, dass in einer homogenen Linse der Lichtstrahl nur an den Begrenzungsflächen von seiner Bahn abgelenkt wird, während dies in einer Linse, deren Brechungsvermögen sich von Schichte zu Schichte verändert, continuirlich geschieht: hier macht daher der Strahl einen gekrümmten Weg durch die Linse (Fig. 87) und bildet an der Begrenzungsfläche, an welcher er die Linse wieder verlässt, einen weit grösseren Winkel mit dem Einfallsloth als ein Strahl, welcher die Linse geradlinig durchlaufen hat, der Strahl, der in der Linse einen gekrümmten Weg macht, wird

*) Helmholtz, physiologische Optik.

somit bei seinem Austreten stärker gebrochen als der Strahl, der gerade verläuft. In Fig. 87 ist der gekrümmt verlaufende Strahl durch die ausgezogene,

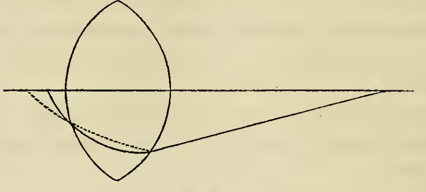


Fig. 87.

der gerade verlaufende Strahl durch die unterbrochene Linie angedeutet. Helmholtz fand in zwei Fällen das totale Brechungsvermögen der Linse = 1,4519 und 1,4414, die Brennweite (für den Fall dass die Linse von Glasfeuchtigkeit umgeben ist) = 45,144 und 47,435 Mm.*).

§. 210. Lichtbrechung im Auge.

Die Lichtstrahlen, welche von einem entfernten leuchtenden Punkt auf das Auge fallen, werden von der Hornhaut so gebrochen, dass sie, wenn sie ungestört weiter giengen, sich etwa 10 Mm. hinter der Netzhaut in einem Punkt vereinigen würden. Indem sie aber auf die Krystalllinse treffen, werden sie von dieser noch convergenter gemacht, so dass sie schon auf der Netzhaut zur Vereinigung kommen. Die hauptsächlichste Brechung der Lichtstrahlen geschieht an der Hornhaut und an der vordern und hintern Fläche der Krystalllinse, eine schwächere Brechung ausserdem innerhalb der Krystalllinse an den Grenzen ihrer einzelnen Schichten. Das vordere Ende der Axe dieses Systems brechender Flächen, der Augenaxe oder optischen Axe, liegt annähernd im Scheitel der Hornhaut, das hintere Ende liegt etwa in der Mitte zwischen dem gelben Fleck und der Eintrittsstelle des Sehnerven.

Um den Gang der Lichtstrahlen durch ein derartiges System brechender Flächen und die Lage und Grösse der Bilder, die von demselben entworfen werden, zu ermitteln, bedarf man der Kenntniss gewisser Cardinalpunkte der optischen Axe, deren Lage von der ganzen Beschaffenheit des Systems (der Krümmung und dem Brechungsverhältniss der optischen Medien) abhängig ist. Diese optischen Cardinalpunkte sind: 1) Die (schon in §. 208 definirten) beiden Brennpunkte: jeder Strahl, der vor der Brechung durch den ersten Brennpunkt geht, wird nach der Brechung der Axe parallel, jeder Strahl, der vor der Brechung der Axe parallel ist, geht nach der Brechung durch den zweiten Brennpunkt, und alle Lichtstrahlen, die von einem Punkt der im ersten Brenn-

*) Brewster, Edinburgh philos. journ., 1819. W. Krause, die Brechungsindices der durchsichtigen Medien des menschl. Auges, Hannover 1855. Helmholtz, physiolog. Optik.

punkt auf der Axe senkrecht errichteten Ebene (der ersten Brennebene) ausgehen, sind nach der Brechung unter einander parallel. 2) Die beiden Hauptpunkte: jeder Strahl, der vor der Brechung durch den ersten Hauptpunkt geht, geht nach derselben durch den zweiten, und jeder Strahl, der durch irgend einen Punkt einer im ersten Hauptpunkt auf der Axe senkrecht errichteten Ebene (der ersten Hauptebene) geht, geht durch den übereinstimmenden Punkt einer in derselben Weise im zweiten Hauptpunkt errichteten Ebene (der zweiten Hauptebene); man kann daher auch die zweite Hauptebene das optische Bild der ersten Hauptebene nennen, und zwar sind es die einzigen zusammengehörigen Bilder, welche gleich gross und gleich gerichtet sind. Die Entfernung des ersten Hauptpunktes vom ersten Brennpunkt nennt man die erste Hauptbrennweite, die Entfernung des zweiten Hauptpunktes vom zweiten Brennpunkt nennt man die zweite Hauptbrennweite oder auch im engeren Sinne die Brennweite. 3) Die beiden Knotenpunkte: ein Strahl, der vor der Brechung nach dem ersten Knotenpunkt gerichtet ist, ist nach der Brechung gegen den zweiten gerichtet, und die Richtungen des Strahls vor und nach der Brechung sind einander parallel.

Nehmen wir an, die angegebenen Cardinalpunkte seien für das Auge bestimmt, und es seien f′ und f″ die beiden Brennpunkte, h′ und h″ die beiden Hauptpunkte, k′ und k″ die beiden Knotenpunkte, so sind diese Cardinalpunkte dahin definirt, dass 1) ein beliebiger Strahl A b, der bei b die erste Hauptebene

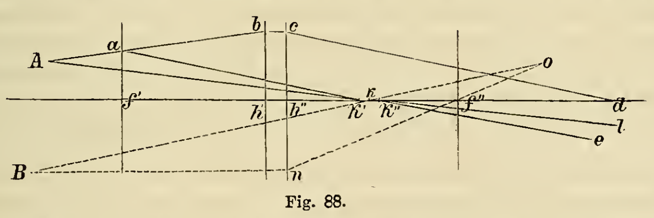


Fig. 88.

trifft, im Fusspunkt c des von b gefällten Lothes bc die zweite Hauptebene treffen muss, dass 2) ein Strahl A k′, der nach dem ersten Knotenpunkt gerichtet ist, nach der Brechung in einer Linie k″ l fortgeht, die durch den zweiten Knotenpunkt parallel seiner ersten Richtung gezogen wird, und dass 3) zwei Strahlen a b und a k′, die von einem Punkt a der ersten Brennebene ausgehen, nach der Brechung einander parallel sind, also in den Linien c d und k″ e weitergehen. Der Satz, dass Strahlen, die vom ersten Brennpunkt ausgehen, nach der Brechung der Axe parallel sind, ist nur ein specieller Fall hiervon. Nach diesen Regeln ist es möglich, sowohl die Richtung, die ein beliebiger Lichtstrahl nach geschehener Brechung hat, als auch den Ort, an welchem das Bild irgend eines leuchtenden Punktes entworfen wird, zu bestimmen. Es sei z. B. Ab der Lichtstrahl, dessen Gang nach der Brechung ermittelt werden soll, so zieht man zunächst vom Punkt b, wo derselbe die erste Hauptebene trifft, das Loth bc auf die zweite Hauptebene; man weiss dann, dass der Lichtstrahl nach der Brechung durch den Punkt c geht. Hierauf ermittelt man den Punkt a, wo der Strahl vor der Brechung die erste Brennebene schneidet. Von hier aus denkt man sich

einen zweiten Strahl a k′ ausgehen, der nach dem ersten Knotenpunkt gerichtet ist, und der nach der Brechung sich parallel in der Richtung k″ e weitergeht. Weil nun alle von einem Punkt a der ersten Brennebene ausgehenden Strahlen nach der Brechung einander parallel werden müssen, so muss auch der Strahl a b nach der Brechung parallel a k′ werden. Da wir aber als erste Bedingung schon gefunden haben, dass derselbe Strahl durch c gehen muss, so ist offenbar c d die Richtung des Strahls a b nach seiner Brechung im Auge. Es sei ferner die Aufgabe, den Ort zu finden, wo das Bild eines leuchtenden Punktes B in Folge der Brechung entworfen wird. Man braucht dann nur von B aus einen ersten Strahl der Axe parallel und einen zweiten Strahl so zu ziehen, dass er nach dem ersten Knotenpunkt gerichtet ist. Der Strahl Bn ist von dem Punkt n der zweiten Hauptebene an nach dem zweiten Brennpunkt f″ gerichtet, der Strahl Bk′ geht nach der Brechung in der Richtung k″ o weiter, folglich ist o der Durchschnittspunkt beider Strahlen oder der Ort des Bildes von B.

Aus den optischen Verhältnissen des Systems der Augenmedien hat Listing die Lage der optischen Cardinalpunkte für ein schematisches mittleres Auge folgendermassen berechnet:

1) der erste Brennpunkt liegt 12,8326 Mm. vor der Hornhaut, der zweite Brennpunkt 14,6470 Mm. hinter der Hinterfläche der Linse,

2) der erste Hauptpunkt liegt 2,2746 Mm., der zweite 2,5724 Mm. hinter der Vorderfläche der Hornhaut,

3) der erste Knotenpunkt liegt 0,7580 Mm., der zweite 0,3602 Mm. vor der Hinterfläche der Linse.

Mit Zugrundlegung dieser Zahlen kann man leicht, wie dies in der obigen Fig. geschehen ist, den Gang der Lichtstrahlen und die Lage der Bilder durch Construction finden. Wo es sich nur darum handelt, zu einem beliebigen Objectpunkt den Ort des Bildes auf der Netzhaut zu finden, genügt die Kenntniss der Knotenpunkte. Man zieht von dem betreffenden Punkt eine Linie nach dem ersten Knotenpunkt und dann eine ihr parallele vom zweiten Knotenpunkt zur Netzhaut.

Da im Auge sowohl die beiden Hauptpunkte als die beiden Knotenpunkte sehr nahe bei einander liegen, so kann man ohne erheblichen Fehler sowohl die ersteren als die letzteren in je einen Punkt zusammenziehen. Das vereinfachte Schema eines solchen Auges bezeichnet man nach Listing als das reducirte Auge. Den einfachen Hauptpunkt dieses Auges verlegt Listing 2,3448 Mm. hinter die Vorderfläche der Hornhaut, den einfachen Knotenpunkt (k Fig. 88 u. 89) 0,4764 Mm. vor die hintere Fläche der Linse. Die Wirkung des reducirten Auges würde durch eine einzige brechende Kugelfläche hervorgebracht werden können, welche einen Krümmungshalbmesser von 5,1248 Mm. besässe, deren Scheitel sich im einfachen Hauptpunkt befände, und vor welcher Luft, hinter welcher wässerige Feuchtigkeit sich befände. Die Bestimmung des Orts und der Grösse der Bilder ist bei diesem reducirten Auge äusserst einfach. Will man den Ort des Netzhautbildes eines Punktes a finden (Fig. 89), so zieht man nur von a aus durch den einfachen Knotenpunkt k eine Linie. Der Punkt α, wo diese Linie die Netzhaut

trifft, ist der Ort des Bildes. Um die Grösse des Netzhautbildes eines gegebenen Gegenstandes a b zu ermitteln, legt man von den Endpunkten a und b Linien durch k, es entspricht dann α β der Grösse des Netz-

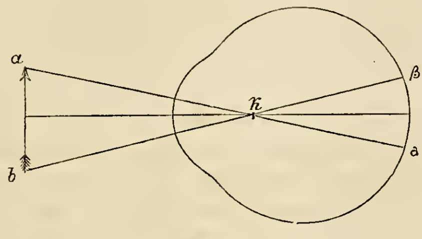


Fig. 89.

hautbildes. Man bezeichnet eine solche durch den Punkt k gehende Linie als Richtungsstrahl oder Richtungslinie. Den einfachen Knotenpunkt selber nennt man daher auch den Kreuzungspunkt der Richtungsstrahlen oder der Richtungslinien. Denjenigen Richtungsstrahl, welcher auf die Stelle des deutlichsten Sehens (den gelben Fleck) auftrifft, nennt man die Gesichtslinie oder Sehaxe. Diese liegt ungefähr 2^0 nach innen und meistens zugleich etwas nach oben von der optischen Augenaxe.

Durch die Ziehung der Richtungslinien kann man somit das Netzhautbild eines gegebenen Objectes auffinden. Dagegen fallen diejenigen Linien, nach welchen wir das Netzhautbild wieder in den äusseren Raum verlegen, nicht genau mit den Richtungslinien zusammen. Wir verlegen nämlich einen Netzhauteindruck in derjenigen Richtung nach aussen, in welcher wir visiren. Die Richtung des Visirens oder die Visirlinie finden wir aber, wenn wir von dem betreffenden Netzhautpunkt aus durch zwei sich deckende Punkte unseres Gesichtsfeldes eine Linie ziehen. Ziehen wir nun verschiedene solche Visirlinien, so kreuzen diese sich in einem Punkt, der aber nicht der Kreuzungspunkt der Richtungsstrahlen ist, sondern etwas vor demselben, im Mittelpunkt der Pupille, liegt. Man nennt diesen Punkt den Kreuzungspunkt der Visirlinien. Denjenigen Winkel, welchen zwei Visirlinien mit einander bilden, die nach den Grenzpunkten eines gesehenen Objectes gezogen werden, bezeichnet man als Gesichtswinkel. Der Gesichtswinkel dient als Maass für die Grösse der Gegenstände.

Bei einer einzigen brechenden Fläche müssen nothwendig die beiden Hauptpunkte verschmelzen und mit dem Scheitel der brechenden Fläche zusammenfallen: dies ist der einzige Ort, an welchem unmittelbar zwei gleiche und gleichgerichtete Bilder, die aber in diesem Fall sich decken, möglich sind. Die Entfernung der vereinigten Knotenpunkte oder des Kreuzungspunktes der Richtungsstrahlen vom Hauptpunkt ist dann gleich dem Krümmungshalbmesser der brechenden Fläche. Hierdurch wird die Betrachtung des Gangs der Lichtstrahlen im reducirten Auge ausserordentlich vereinfacht. Es sei (in Fig. 90) c der Kreuz-

ungspunkt der Richtungsstrahlen, a der einfache Hauptpunkt, r = ac der angenommene Krümmungshalbmesser. Wir nennen f' die Entfernung des leuchtenden

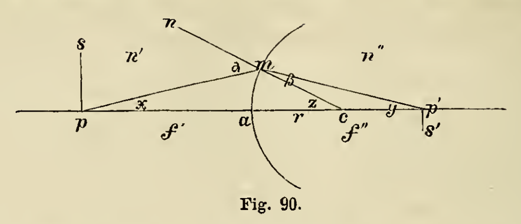


Fig. 90.

Punktes p von a, f'' die Entfernung seines Bildes p' von a. Das Einfallsloth m n ist die einfache Verlängerung des Radius c m, α sei der Einfalls- und β der Brechungswinkel des Strahls. Ferner bezeichnen wir den $\angle$ bei p mit x, den $\angle$ bei p' mit y und den $\angle$ bei c mit z, das Brechungsverhältniss im ersten Mittel mit n', im zweiten Mittel mit n''. Nach dem Brechungsgesetz ist $n' \sin. \alpha = n'' \sin. \beta$. Da aber die Einfallswinkel als sehr klein vorausgesetzt werden, indem a m nur ein kleines Stück einer Kugelfläche sein soll, so kann man auch für die Sinus unmittelbar die Winkel setzen und schreiben

$$n' \alpha = n'' \beta.$$

Aus der Betrachtung der Figur erhellt ferner leicht, dass $\angle\, x = \alpha - z$ und $\angle\, y = z - \beta$ ist. Multiplicirt man die erste dieser Gleichungen mit n', die zweite mit n'', und setzt man in der letzteren $n'\alpha$ für $n''\beta$, so erhält man

$$n'x = n'\alpha - n'z$$

$$n''y = n''z - n'\alpha.$$

Beide Gleichungen addirt gibt:

$$n'x + n''y = z\,(n'' - n')$$

Setzt man nun den Bogen ma = 1, so kann man auch setzen $f'.\,x = 1$, $f''.\,y = 1$ und $r.\,z = 1$, also $x = \frac{1}{f'}$, $y = \frac{1}{f''}$ und $z = \frac{1}{r}$. Führt man dies in die obige Gleichung ein, so erhält man:

$$\frac{n'}{f'} + \frac{n''}{f''} = \frac{n'' - n'}{r}.$$

Dies ist die Fundamentalgleichung, um bei bekanntem Brechungsverhältniss und Krümmungshalbmesser entweder den Bildpunkt zu bestimmen, wenn der Objectpunkt gegeben ist, oder umgekehrt. Bezeichnet man diejenige Entfernung des Bildpunktes, welche für eine unendliche Entfernung des Objectpunktes stattfindet (wobei also in der obigen Gleichung $f' = \infty$ zu setzen ist), d. h. die hintere Hauptbrennweite, mit F'', so erhält man

$$F'' = \frac{n''r}{n'' - n'}.$$

Ebenso bekommt man, wenn $f'' = \infty$ gesetzt wird, wenn man also voraussetzt, dass die Strahlen nach der Brechung parallel werden, für die Entfernung F' des Ojectpunktes oder für die vordere Hauptbrennweite:

$$F' = \frac{n'r}{n'' - n'}.$$

Auch das Verhältniss der Grösse des Bildes zur Grösse des Objectes oder umgekehrt lässt sich, wenn die Distanzen f' und f'' bekannt sind, leicht bestimmen. Es sei ps = b' das Object und p' s' = b'' das Bild, so hat man das Verhältniss

$$\frac{b'}{b''} = \frac{p\,c}{p'c} = \frac{f' + r}{f'' - r}.$$

Die numerischen Werthe von r, n' und n'', die zur Lösung aller hier gegebenen Aufgaben genügen, sind nach dem Früheren r = 5,1248, n' = 1 und n'' = 1,3365. Dabei ist aber zu bemerken, dass der Hauptpunkt 2,3448 Mm. hinter dem Scheitel der Hornhaut liegt.

Die Annahme für die optischen Constanten des Auges, die Listing seinem schematischen und seinem reducirten Auge zu Grunde legt, sind, wie die neueren genauen Messungen ergeben haben, nur annähernd richtig. Er nimmt nämlich das Brechungsvermögen der Hornhaut, wässrigen Feuchtigkeit und des Glaskörpers = $\frac{103}{77}$, der Linse = $\frac{16}{11}$, das der Luft = 1 gesetzt; den Krümmungshalbmesser der Hornhaut setzt er = 8 Mm., der vordern Linsenfläche = 10 Mm., der hintern Linsenfläche = 6 Mm., die Entfernung der vordern Hornhaut- und vordern Linsenfläche = 4 Mm. und die Dicke der Linse ebenfalls = 4 Mm. Trotzdem sind die Resultate der auf diese Annahmen gestützten Rechnungen hinreichend genau, so dass die Benützung des nach diesen Zahlen berechneten reducirten Auges für die meisten Zwecke genügt.

Den Kreuzungspunkt der Richtungsstrahlen und den Kreuzungspunkt der Visirlinien hat man früher vielfach zusammengeworfen, und mit beiden wieder den später (in §. 221) zu bestimmenden Drehpunkt des Auges. Der Kreuzungspunkt der Visirlinien ist der Mittelpunkt der Pupille. Da aber der Ort der Pupille durch die Brechung in der Hornhaut verändert erscheint, so liegt für einen ausserhalb des Auges stehenden Beobachter der Kreuzungspunkt der Visirlinien im Mittelpunkt des von der Hornhaut entworfenen Bildes der Pupille *).

§. 211. Die Accomodation des Auges.

Das normale Auge vereinigt solche Strahlen auf seiner Netzhaut, die von einem sehr entfernt gelegenen Punkte herkommen. Die Strahlen, die von einem in grösserer Nähe gelegenen Punkte ausgehen, würden daher nie in einem Punkt der Netzhaut gesammelt, wenn nicht im Auge Einrichtungen existirten, durch welche die Brechkraft desselben erhöht werden kann, so dass auch beträchtlich divergirend in das Auge einfallende Strahlen auf der Netzhaut vereinigt werden können. Man nennt diese Anpassung des Auges, wodurch es die Bilder bald entfernterer bald näherer Objecte auf der Netzhaut entwirft, die Accomodation des Auges.

Solche Strahlen, die von einem Punkte kommen, auf welchen das Auge nicht accomodirt ist, erzeugen auf der Netzhaut kein punktförmiges Bild, sondern ein Zerstreuungsbild, dessen Gestalt von der Form der Pupille, durch welche der Strahlenkegel in das Auge dringt, abhängig ist, und das somit, weil die Pupille meist kreisförmig ist, ge-

---

*) Moser, über das Auge in Dove's Repertorium der Physik, Bd. 5. (Erste Anwendung der dioptrischen Untersuchungen von Gauss auf das Auge.) Volkmann, Art. Sehen im Handwörterb. der Physiologie, Bd. 3, 1. Listing, Art. Dioptrik des Auges, ebend. Bd. 4. Helmholtz, physiologische Optik. Zehender, Dioptrik des Auges, Erlangen 1856.

wöhnlich einen Zerstreuungskreis darstellt. In dem Bild eines ausgedehnten Gegenstandes decken sich die Zerstreuungskreise der einzelnen Punkte, und es erscheinen daher vorzugsweise die Begrenzungen der Objecte dem nicht accomodirten Auge undeutlich und verwaschen.

Davon dass das Auge niemals gleichzeitig Gegenstände deutlich sehen kann, die in erheblich verschiedener Entfernung gelegen sind, kann man sich leicht durch die Beobachtung überzeugen. Man halte in etwa 6 Zoll Entfernung vom Auge einen durchsichtigen Schleier, hinter demselben in 2 Fuss Entfernung eine Schrift, so kann man nach einander bald die Fäden des Schleiers, bald die Buchstaben der Schrift, niemals aber beide zusammen deutlich sehen. Noch augenfälliger überzeugt man sich von der Existenz der Zerstreuungskreise durch den sogenannten Scheiner'schen Versuch: vor die Pupille wird ein Kartenblatt gebracht, in das mit einer Nadel zwei oder mehr kleine Löcher eingestochen sind, deren Entfernung kleiner als der Durchmesser der Pupille sein muss. Man blickt durch diese Löcher nach einem fernen Object, während man nah vor das Kartenblatt einen feinen Gegenstand, z. B. eine Nadel, hält; es werden dann ebenso viel Doppelbilder von der Nadel gesehen, als sich Löcher in dem Blatt befinden. Aehnliche Doppelbilder entstehen, wenn man die Nadel in grössere Ferne hält und einen näheren Gegenstand fixirt. In beiden Fällen verschwinden die Doppelbilder sogleich, wenn man die Nadel selber zu betrachten anfängt. Ein objectives Hülfsmittel, um sich von der Thatsache, dass nie zwei Gegenstände in verschiedener Entfernung deutlich gesehen werden, zu überzeugen, ist der Augenspiegel. Dies ist ein Instrument, mittelst dessen man die Bilder auf der Netzhaut eines Andern unmittelbar beobachten kann. Man sieht hierbei, dass immer nur solche Gegenstände, die in annähernd gleicher Entfernung gelegen sind, gleichzeitig deutlich auf der Netzhaut sich abbilden, dass aber auch das Auge die Fähigkeit besitzt, abwechselnd von Gegenständen sehr verschiedener Entfernung deutliche Bilder auf der Netzhaut zu entwerfen.

Die Entfernungsverschiedenheiten der Objecte sind auf die Deutlichkeit der Bilder von um so grösserem Einfluss, in je grösserer Nähe sich der Gegenstand befindet. Wenn das Auge für unendliche Entfernung accomodirt ist, so sind die Zerstreuungskreise für ein Object von etwa 12 Meter Entfernung immer noch klein genug, um keine merkliche Undeutlichkeit des Bildes entstehen zu lassen, während bei grosser Nähe der Objecte schon ein Unterschied von wenig Zollen eine merkliche Undeutlichkeit des einen Bildes bedingt. Man bezeichnet den Theil der Gesichtslinie, in welchem die bei einem gegebenen Accomodationszustand ohne merkliche Undeutlichkeit sichtbaren Objecte liegen, als Accomodationslinie. Die obige Thatsache lässt sich daher auch so ausdrücken: die Länge der Accomodationslinie ist um so grösser, je weiter ihr Abstand vom Auge ist.

Den dem Auge nächsten Punkt, für welchen sich dasselbe accomodiren kann, nennt man den Nähepunkt, den entferntesten den Fernpunkt der Accomodation. Während der Fernpunkt des normalen Auges fast in unendlicher Entfernung gelegen ist, befindet sich der Nähepunkt desselben nur 4 bis 5 Zoll entfernt. Doch kommen beim Auge sehr häufig Abweichungen von der Norm vor, indem entweder der Fernpunkt in viel grössere Nähe (oft bis auf wenige Zoll vom Auge) und dann gewöhnlich auch der Nähepunkt näher rückt (kurzsichtige oder myopische Augen), oder indem der Nähepunkt in grössere Ferne rückt, während der Fernpunkt unverändert bleibt (weitsichtige oder presbyopische Augen), oder indem das Auge sogar eine solche Beschaffenheit annimmt, dass es erst convergente Strahlen vereinigt, also gleichsam für weiter als unendliche Entfernung accomodirt ist (übersichtige, hyperopische oder hypermetropische Augen). Das Auge, dessen hinterer Brennpunkt im Ruhezustand der Accomodation in die Netzhaut fällt, und das daher sowohl das normale wie das presbyopische Auge umfasst, bezeichnet man nach Donders auch als emmetropisches Auge; man unterscheidet davon das ametropische Auge, als dasjenige, dessen hinterer Brennpunkt im Ruhezustand nicht in die Netzhaut fällt, und das daher entweder myopisch oder hypermetropisch ist, d. h. dessen Brennpunkt entweder vor oder hinter die Netzhaut fällt. Die Distanz zwischen dem Nähepunkt und dem Fernpunkt bezeichnet man als die Accomodationsbreite. Sie ist bei den abnormen Brechungszuständen des Auges gewöhnlich mehr oder weniger erheblich verringert. Die Brille dient zur Ausgleichung dieser Accomodationsanomalieen, indem sie entweder durch Vorsetzung einer Concavlinse vor das brechende System den Fernpunkt des myopischen Auges in grössere Entfernung rückt (Concavbrille), oder indem sie durch Vorsetzung einer Convexlinse den Fernpunkt des hyperopischen Auges in grössere Nähe bringt (Convexbrille).

Die Entstehung der Zerstreuungskreise wird durch nebenstehende Fig 91 näher erläutert. Es seien a und b zwei leuchtende Punkte, h h' sei die Hornhaut,

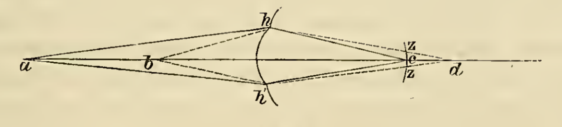


Fig. 91.

c der Convergenzpunkt der von a kommenden Strahlen, so wird der Convergenzpunkt d der von b kommenden Strahlen hinter c gelegen sein. Befindet sich nun in c die Netzhaut, so wird auf derselben von dem Punkte a ein punktförmiges Bild entworfen, nicht aber von dem Punkte b, sondern das Bild dieses Punktes bildet einen Kreis z z, dessen Form der Form der Pupille, durch welche der in das Auge eindringende Strahlenkegel fällt, entspricht, und der um so grösser ist, je weiter von c sich der Vereinigungspunkt d befindet. Sollte der

Vereinigungspunkt der von b kommenden Strahlen nach c rücken, so müsste irgendwie die brechende Kraft der durchsichtigen Medien des Auges erhöht werden, dann würden aber die von a kommenden Strahlen schon vor c vereinigt, und es würde also nun von a ein Zerstreuungskreis auf der Netzhaut entworfen.

Der Scheiner'sche Versuch wird durch die Fig. 92 erläutert. Es seien e

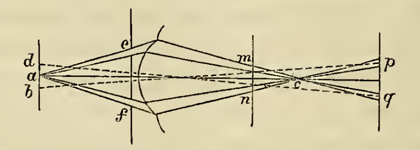


Fig. 92.

und f die beiden Löcher in dem vor die Pupille gehaltenen Kartenblatt. Die beiden durch e und f fallenden Strahlenkegel werden im Punkte c vereinigt. Befindet sich nun in c die Netzhaut, so wird der Punkt a einfach gesehen. Befindet sich aber die Netzhaut bei m n, so werden von a zwei Bilder gesehen, da sowohl der Punkt m als der Punkt n der Netzhaut von Strahlen des Punktes a getroffen wird. Ebenso verhält es sich, wenn die Netzhaut sich bei p q befindet. Natürlich ist jedes dieser Bilder lichtschwächer, als wenn der ganze von a aus ins Auge fallende Strahlenkegel von der Netzhaut aufgefasst würde, die Bilder sind aber um so schärfer, um so weniger durch Zerstreuungskreise gestört, je enger man die Oeffnungen e und f macht. Verdeckt man die eine dieser Oeffnungen, so bleibt, wenn sich die Netzhaut im Vereinigungspunkt c befindet, das Bild unverändert, es wird nur lichtschwächer. Befindet sich aber die Netzhaut in m n oder p q, so verschwindet, wenn e verdeckt wird, das Bild m oder q, d. h., wenn die Netzhaut vor dem Vereinigungspunkt liegt, das obere, wenn sie hinter dem Vereinigungspunkt liegt, das untere Doppelbild. Da jedoch die Bilder auf der Netzhaut stets umgekehrt sind, also einem tiefer liegenden Gegenstand ein höher stehendes Bild auf der Netzhaut entspricht, so verlegt das Urtheil, wenn m n die Netzhaut ist, das Bild m nach b hin, und wenn p q die Netzhaut ist, das Bild q nach d hin. Umgekehrt verhält es sich, wenn f verdeckt wurde. Man kann daher aus dem Verschwinden des Doppelbildes darauf schliessen, ob der Vereinigungspunkt der Strahlen vor oder hinter der Netzhaut liegt. Verschwindet das gleichseitige Bild, so liegt der Vereinigungspunkt vor der Netzhaut (das Auge ist nahesehend), verschwindet das entgegengesetzte Bild, so liegt der Vereinigungspunkt hinter der Netzhaut (das Auge ist fernsehend).

Man kann sich des Scheiner'schen Versuchs bedienen, um den Fernpunkt und den Nähepunkt eines Auges zu bestimmen. Eine diesen Zweck erfüllende Vorrichtung nennt man ein Optometer. Man bringt einen Schirm mit zwei feinen Oeffnungen vor das Auge und bestimmt, bis zu welcher Nähe und Ferne eine hinter bem Schirm bewegte Nadel einfach gesehen werden kann. Man ist so im Stande die Accomodationsbreite und den Grad der Kurz- oder Weitsichtigkeit eines Auges zu messen. Ungenauer geschieht dies durch Druckschriften von verschiedener Grösse, die man von dem Auge in verschiedenen Entfernungen lesen lässt.

Zum Massstab der Accomodationsbreite nimmt man nach dem Vorgang von Donders die Brennweite einer Concavlinse, welche, auf die Vorderfläche der Krystalllinse gesetzt, den vom Nahpunkt ausgehenden Strahlen eine Richtung

geben würde, als ob sie vom Fernpunkt ausgegangen wären. Bezeichnet man mit a die Brennweite jener Linse, so ist die Accomodationsbreite $A = \frac{1}{a}$, und wird p der Abstand des Nahpunktes, r der Abstand des Fernpunktes genannt, so ist $\frac{1}{a} = \frac{1}{p} - \frac{1}{r}$. Diese Bemerkungen sind für die Wahl der Brillen von practischer Wichtigkeit. Wir müssen jedoch hier hinsichtlich dieses Gegenstandes, sowie der Refractions- und Accomodationsanomalieen überhaupt, auf die Handbücher der Ophthalmologie und besonders auf die Abhandlungen von Donders im Archiv für Ophthalmologie verweisen.

Man bemerkt bei dem Scheiner'schen Versuch nicht nur, dass die Zerstreuungskreise der Doppelbilder geringer werden, sondern auch, dass die Doppelbilder selbst, wenn das Auge für grössere Ferne accomodirt ist, vergrössert erscheinen. Dies erklärt sich auf folgende Weise (Fig. 93). Die von den Punkten

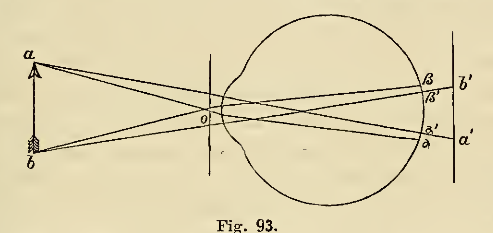


Fig. 93.

a und b des Objectes ab ausgehenden Richtungsstrahlen aa' und bb', welche das hinter der Netzhaut befindliche Bild a' b' begrenzen, treffen die Netzhaut selbst in α' und β'. Befindet sich dagegen vor dem Auge die enge Oeffnung o, so kann durch dieselbe von a aus nur der Strahl $a\alpha$ und von b aus nur der Strahl $b\beta$ gelangen, da nun $\alpha\beta$ grösser als $\alpha'\beta'$ ist, so erscheint das Object durch die enge Oeffnung grösser, trotzdem durch dieselbe der Zerstreuungskreis verkleinert wird. Es ist klar, dass diese Vergrösserung zunimmt, je weiter man die enge Oeffnung vom Auge entfernt. Umgekehrt aber müssen entfernte Gegenstände durch die enge Oeffnung kleiner gesehen werden, wenn das Auge für grössere Nähe accomodirt ist.

Auf eine ausführliche Beschreibung des Augenspiegels können wir hier nicht eingehen. Wir müssen uns darauf beschränken, die Principien anzudeuten, auf welchen dieses Instrument beruht. Unter gewöhnlichen Verhältnissen nimmt man nichts von dem Lichte wahr, welches von dem Hintergrund eines andern Auges reflectirt wird und durch die Pupille zurückkehrt, die Pupille erscheint daher schwarz. Der Grund hiervon liegt hauptsächlich darin, dass die Strahlen eines leuchtenden Punktes, die ein Auge auf seiner Netzhaut vereinigt, nach der Reflexion auch genau wieder am Ort des leuchtenden Punktes gesammelt werden. Das Auge des Beobachters müsste also, um von diesem Licht etwas aufzufangen, zwischen den leuchtenden Körper und das beleuchtete Auge sich einschieben. Dies kann in der That auf folgende Weise bewerkstelligt werden. Man bringt vor das beobachtende Auge C eine schräg gehaltene Glasplatte G und stellt auf der gegen das Auge gerichteten Seite derselben eine Flamme A auf. Es fällt nun das von G reflectirte Licht dieser Flamme, das von einem Orte a herzukommen scheint, in das Auge C und wird von diesem wieder nach a reflectirt. Da aber zwischen C und a sich das beobachtende Auge B befindet, so kann nun dieses das zurückgeworfene Licht auffangen. Es sieht hierbei das Auge B das

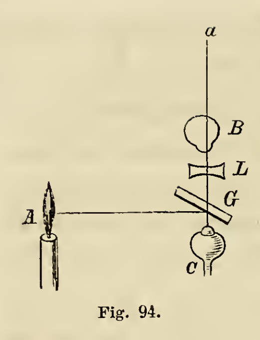


Fig. 94.

Innere des Auges C erleuchtet, bekommt aber kein deutliches Bild von dem Hintergrund dieses Auges, weil es für die von C zurückgeworfenen convergenten Strahlen nicht accomodirt ist. Um dies zu können, müssen jene Strahlen durch eine vor's Auge gehaltene Concavlinse L parallel oder divergent gemacht werden. Auf diese Weise erhält man die Einrichtung des Helmholtz'schen Augenspiegels. Derselbe liefert ein virtuelles gleichgerichtetes Bild der Netzhaut des andern Auges. Lässt man das von dem Auge reflectirte Licht durch eine nahe vor dasselbe gehaltene Convexlinse gehen, so erhält man hingegen ein reelles umgekehrtes Bild der Netzhaut. Hierauf beruhen die Augenspiegel von Rüte, Coccius u. A., bei welchen das zu reflectirende Licht durch einen Hohlspiegel oder Planspiegel, der in seiner Mitte durchbohrt ist, in das Auge geworfen wird. Der Beobachter sieht durch diese Durchbohrung das von der Convexlinse entworfene Bild. Die nach dem letzteren Princip construirten Augenspiegel haben, weil sie sich besser zur Untersuchung des Auges eignen, vorzugsweise in der practischen Ophthalmologie Eingang gefunden, dagegen sind sie wegen der starken Beleuchtung des Auges ungeeignet zur Beobachtung der von äussern Objecten entworfenen Netzhautbilder und ihrer Veränderung bei der Accomodation. Für diese physiologischen Zwecke wird daher noch jetzt besser der Helmholtz'sche Augenspiegel angewandt.

Einen scheinbaren Widerspruch gegen die Thatsache, dass unser Auge immer nur für eine bestimmte Entfernung accomodirt sein kann, bildet unsere Fähigkeit zu visiren, d. h. zu erkennen, ob verschieden entfernte Punkte an derselben Stelle des Gesichtsfeldes liegen. Hierbei findet aber eine wirkliche Deckung nur statt, wenn beide Punkte sehr entfernt sind. In grösserer Nähe beurtheilen wir die gegenseitige Deckung daraus, dass der deutlich gesehene Punkt in der Mitte des Zerstreuungskreises des andern liegt.

Dass die Grösse der Accomodationslinien immer schneller abnimmt mit der Annäherung ans Auge, folgt unmittelbar aus den Gesetzen der Lichtbrechung im letzteren. Listing hat für sein schematisches Auge die Grösse der Zerstreuungskreise berechnet, welche entstehen, wenn ein leuchtender Punkt aus unendlicher Entfernung bis in sehr grosse Nähe kommt. Die folgende Tabelle enthält die Resultate.

Entfernung vom Auge	Durchmesser des Zerstreuungskreises	Entfernung vom Auge	Durchmesser des Zerstreuungskreises
∞	0	1,5 Meter	0.0443 Mm.
65 Meter	0,0011 Mm.	0,75 „	0,0825 „
25 „	0,0027 „	0,375 „	0,1616 „
12 „	0,0056 „	0,188 „	0,3122 „
6 „	0,0112 „	0,094 „	0,5768 „
3 „	0,0222 „	0,088 „	0,6484 „ *).

*) Helmholtz, physiolog. Optik. Derselbe, Beschreibung eines Augenspiegels, Berlin 1851. Listing, Wagners Handwörterbuch Bd. 4. Czermak, Wiener Sitzungsber. Bd. 12. Donders, Archiv für die holländischen Beiträge, Bd. 3, Poggendorff's Annalen, Bd. 121, und Archiv für Ophthalmologie, Bd. 4—7.

Die Veränderungen, welche am Auge bei der Accomodation zu beobachten sind, bestehen 1) in einer Verengerung der Pupille bei der Accomodation für die Nähe, in einer Erweiterung derselben bei der Accomodation für die Ferne, 2) in einer stärkeren Wölbung und einer schwachen Vorwärtsbewegung der Vorderfläche der Linse beim Nahesehen und 3) in einer gleichzeitigen, aber bei weitem schwächeren Wölbung der Hinterfläche der Linse, wobei dieselbe jedoch ihren Ort nicht merklich verändert.

Die Verengerung und Erweiterung der Pupille bei der Accomodation für Nähe und Ferne ist unmittelbar zu beobachten. Die stärkere Wölbung der Vorderfläche der Linse lässt aus der Beobachtung der von ihr entworfenen Spiegelbilder eines leuchtenden Gegenstandes sich nachweisen. Stellt man auf die eine Seite des Auges ein Licht, während man von der andern Seite in dasselbe hineinblickt, so sieht man, dass von dem Licht d r e i Spiegelbilder entworfen werden. Das hellste derselben rührt von der Hornhaut her: es bleibt bei der Accomodation völlig ungeändert. Ein zweites etwas grösseres und minder deutliches rührt von der Vorderfläche der Linse her: dieses Bild verkleinert sich beträchtlich bei der Accomodation für die Nähe und rückt zugleich mehr in die Mitte der Pupille. Das dritte Bild, welches von der hintern Fläche der Linse herrührt, ist ein umgekehrtes, es ist sehr klein und erscheint darum ziemlich hell und scharf begrenzt: dieses Bild bleibt bei der Accomodation für die Nähe unverändert an seinem Ort und erfährt eine so unbeträchtliche Verkleinerung, dass dieselbe nicht mit blossem Auge sondern nur mit schärferen Messungshülfsmitteln sich nachweisen lässt. Aus diesen Beobachtungen lässt sich schliessen, dass nur die vordere Linsenfläche eine erhebliche Veränderung bei der Accomodation erfährt, und zwar besteht dieselbe, da eine spiegelnde Kugel um so kleinere Bilder entwirft, je kleiner ihr Halbmesser ist, in einer stärkeren Wölbung bei der Accomodation für die Nähe. Dass hierbei zugleich die Vorderfläche der Linse etwas nach vorn rückt, lässt sich direct beobachten, wenn man das Auge so von der Seite betrachtet, dass man etwa noch die Hälfte der schwarzen Pupille vor dem Hornhautrand der Sclerotica hervorragen sieht: man bemerkt dann, dass bei der Accomodation für die Nähe das schwarze Oval der Pupille und ein Theil des ihm zugekehrten Irisrandes vor die Sclerotica hervortritt. Da nach diesen Beobachtungen die vordere Fläche der Linse vorrückt, während die hintere ihren Ort nicht verlässt, so muss die Linse beim Nahesehen in ihrer Mitte dicker werden, und, weil sich doch ihr Volum nicht verändern kann, so muss sie sich in ihrem Aequatorialdurchmesser verkürzen. Die Fig. 95 stellt die hiernach sich ergebende Formänderung der Linse dar: auf der mit F bezeichneten Hälfte ist die Accomodation für die Ferne, auf der mit N bezeichneten Hälfte die Accomodation für die Nähe dargestellt. Man erkennt aus dieser Figur, dass durch die beschriebene

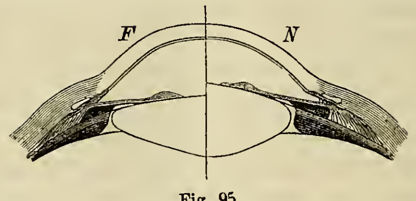


Fig. 95.

Formänderung der Linse der innere Rand der Iris, die Ciliarfortsätze und die Zonula Zinnii nach vorn rücken. Indem der Axendurchmesser und die Wölbung der Linse im nahesehenden Auge zunehmen, müssen die auf die Linse fallenden Strahlen stärker gebrochen werden, als im fernsehenden Auge. Diese Veränderlichkeit der Brechung ist aber das Erforderniss, wenn abwechselnd Gegenstände in sehr verschiedenen Entfernungen deutliche Bilder auf der Netzhaut sollen entwerfen können.

Zur Beobachtung der Linsenreflexe bei der Accomodation benützt man besser als ein einfaches Flammenbild zwei Bilder, die man durch Erleuchtung zwei senkrecht über einander stehender Oeffnungen in einem Schirm erhält. a (in Fig. 96) ist der Hornhautreflex, b der vordere und c der hintere Linsenreflex

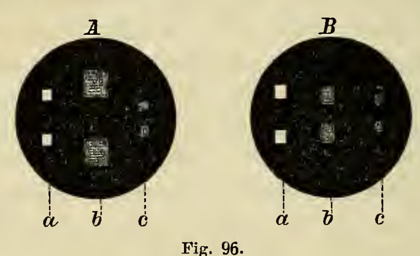


Fig. 96.

dieser Oeffnungen, A ist die Beschaffenheit der Bilder im fernsehenden, B im nahesehenden Auge. Die Messung der Linsenbildchen mittelst des Ophthalmometers geschieht nach der im §. 209 angegebenen Methode durch Vergleichung mit einem Hornhautbilde. Helmholtz fand auf diese Weise, dass das vor der vordern Fläche der Linse entworfene Bild beim Nahesehen etwa nur $^5/_9$ der Grösse hat, die ihm beim Fernsehen zukommt. In den Beobachtungen von Helmholtz und von Knapp verkleinerte sich der Krümmungshalbmesser der vordern Linsenfläche beim Nahesehen um 2,3 bis 4 Millim., der Krümmungshalbmesser der hintern Linsenfläche nur ungefähr um 1 Millim. Helmholtz gibt als Mittelzahlen aus seinen Beobachtuugen und Rechnungen für die bei der Accomodation sich verändernden optischen Constanten und Cardinalpunkte folgende Werthe. Als Ort eines Punktes ist in der Tabelle seine Entfernung von der vordern Hornhautfläche in Millim. genommen.

	Accomodation für	
	Ferne	Nähe
Krümmungsradius der Hornhaut	8,0	8,0
Krümmungsradius der vordern Linsenfläche	10,0	6,0
Krümmungsradius der hintern Linsenfläche	6,0	5,5
Ort der vordern Linsenfläche	3,6	3,2

	Accomodation für Ferne	Accomodation für Nähe
Ort der hintern Linsenfläche	7,2	7,2
Brennweite der Linse	43,707	33,785
Hintere Brennweite des Auges	19,875	17,756
Vordere Brennweite des Auges	14,858	13,274
Ort des vordern Brennpunktes	—12,918	—11,241
Ort des ersten Hauptpunktes	1,9403	2,0330
Ort des zweiten Hauptpunktes	2,3563	2,4919
Ort des ersten Knotenpunktes	6,957	6,515
Ort des zweiten Knotenpunktes	7,373	6,974
Ort des hintern Brennpunktes	22,231	20,248

Um nachzuweisen, dass, während der Pupillenrand der Iris bei der Accomodation für die Nähe nach vorn gewölbt wird, gleichzeitig der äussere Rand derselben etwas zurücktritt, hat Helmholtz folgenden Versuch angegeben. Er entwirft auf der Iris des beobachteten Auges durch seitliche Beleuchtung eine caustische Linie. Kommt das Licht von b her (Fig. 97), so erscheint bei a die durch Brechung in der Hornhaut und wässerigen Feuchtigkeit entworfene caustische Linie. Man beobachtet nun, dass sich diese Linie bei der Accomodation für die Nähe dem Rand der Iris nähert, was auf ein Zurücktreten dieses Randes schliessen lässt *).

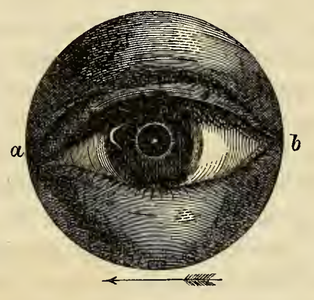


Fig. 97.

Die Formänderung der Linse bei der Accomodation für die Nähe geschieht durch eine Muskelwirkung im Innern des Auges. Welcher Art diese Muskelwirkung sei, ist aber noch nicht vollkommen sicher ermittelt. Da sich die Pupille bei der Accomodation für die Nähe verengert, so verlegt man den Accomodationsmechanismus in die Muskelfasern der Iris: die Mitbetheiligung der letzteren wies in der That Cramer nach, indem er zeigte, dass durch Reizung der Iris das von den brechenden Medien des Auges entworfene Bild verändert wird. Er vermuthete daher, dass durch die Contraction der Iris ein Druck auf Linse und Glaskörper ausgeübt werde, in Folge dessen die erstere sich über die Pupille hervorwölbe. Dieser Hypothese widerstreitet aber die wirklich geschehende Formänderung der Linse, da diese nicht bloss in einer Hervorwölbung der vordern, sondern auch in einer, wenn gleich schwächeren, Wölbung der hinteren Linsenfläche besteht, während die letztere durch eine Erhöhung des inneren Augendrucks vielmehr sich abflachen

*) Cramer, über das Accomodationsvermögen der Augen, übers. von Doden, Leer 1855. Helmholtz, physiologische Optik, und Archiv für Ophthalmologie Bd. 1. Knapp, ebend. Bd. 6.

müsste. Es ist klar, dass nach der Beschaffenheit der Formänderung eine mehr directe Einwirkung auf die Linse anzunehmen ist. Helmholtz verlegt daher die hauptsächliche Accomodationswirkung in den musc. tensor chorioideae, der sich einerseits an der Wand des Schlemm'-schen Kanals und anderseits am hintern Ende der Zonula Zinnii befestigt. Setzt man voraus, dass sich die Zonula während der Ruhe in einem gewissen Grad von Spannung befinde, so wird bei der Zusammenziehung des genannten Muskels das hintere Ende der Zonula nach vorn gezogen und also die Spannung derselben vermindert werden. Die gespannte Zonula wird die Linse in ihrem Durchmesser von vorn nach hinten zusammendrücken, beim Aufhören dieses Drucks wird also dieser Durchmesser sich vergrössern, indem die vordere und hintere Fläche sich stärker wölben. Kommt nun aber dazu der von Cramer nachgewiesene Druck der sich contrahirenden Iris, so wird dadurch die Wölbung der vordern Linsenfläche noch vermehrt, zugleich aber bewirkt, dass die Wölbung der hintern Fläche sich vermindert. So also kann der Mechanismus der Accomodation auf die vereinigte Wirkung des Tensor chorioideae und der Iris, auf die verminderte Zonulaspannung und den gleichzeitig erhöhten Druck des Glaskörpers zurückgeführt werden.

Die Bewegung der Accomodationsmuskeln steht unter dem Einfluss des Willens, meistens aber geschieht sie unwillkürlich, indem das Auge durch eine Reflexbeziehung, die zwischen dem Sehnerven und den Nerven der Accomodationsmuskeln bestehen muss, der Entfernung in seinem Gesichtsfeld befindlicher Objecte sich anpasst. Hierbei ist die Anpassung für die Nähe von einer Muskelempfindung begleitet, durch welche ein deutliches Bewusstsein der grössern oder geringern Entfernung der Gegenstände erzeugt wird, während bei der Anpassung für die Ferne, da dieselbe bloss in einem passiven Nachlass dieser Muskelwirkung besteht, eine solche Empfindung fehlt. Die motorischen Nervenfasern, von welchen die Accomodationsbewegungen abhängig sind, verlaufen theils im Sympathicus, theils im Oculomotorius und wahrscheinlich zum Theil auch im Trigeminus. Sie treten sämmtlich in das Ganglion ciliare und von diesem zur Iris und zum Tensor chorioideae. Nach Budge und Waller wird der Radialmuskel oder Erweiterer der Pupille durch den Sympathicus, der Kreismuskel oder Schliesser der Pupille durch den Oculomotorius und Trigeminus innervirt. Die wechselnde Erweiterung und Verengerung der Pupille durch diese Muskeln erfolgt nicht bloss zum Zweck der Accomodation sondern weit mehr zur Anpassung des Auges für verschiedene Lichtstärken, indem jede Zunahme des Lichts Verengerung, jede Schwächung desselben Erweiterung der Pupille bewirkt. Dieser Wechsel des Pupillendurchmessers beim Wechsel von Hell und Dunkel oder bei der Accomodation tritt stets in beiden Augen gleichzeitig auf. Wenn z. B. ein Auge geschlossen und dadurch verdunkelt wird, so erweitert sich auch die Pupille des andern, geöffneten Auges. Ebenso

accomodiren sich beide Augen fast immer gleichzeitig auf dieselbe Entfernung. Hieraus ist zu schliessen, dass der nervus opticus eines jeden Auges in Reflexverbindung mit den Accomodationsnerven beider Augen steht. Doch kann allerdings diese Verbindung beider Augen durch anhaltende Uebung gelöst werden, sie muss also immerhin für das Auge der nämlichen Seite inniger als für das Auge der andern Seite sein. Auch gibt es gewisse narcotische Stoffe, wie der Saft der Belladonna (das Atropin), welche bei directer Einwirkung auf's Auge die Pupille desselben erweitern und den Accomodationsmechanismus lähmen, und andere Stoffe, wie das Nicotin und das Extract der Calabarbohne, welche umgekehrt die Pupille verengern und das Auge kurzsichtig machen, ohne dass hierbei gleichzeitig eine Wirkung auf das andere Auge stattfindet. Die Wirkung der Belladonna ist höchst wahrscheinlich theils von einer Lähmung des Sphincters der Pupille und des Tensor chorioideae theils von einer Erregung des Erweiterers der Pupille abhängig. Die Wirkung der Calabarbohne beruht ohne Zweifel auf einer Reizung des Sphincters der Pupille und des Ciliarmuskels, ob dabei gleichzeitig eine Lähmung des Pupillenerweiterers stattfindet, ist ungewiss. Das Centralorgan für den Verengerer der Pupille liegt, wie Flourens erwiesen hat, in den Vierhügeln, indem Reizung derselben Verengerung beider Pupillen bewirkt: in den Vierhügeln hängt somit der nervus opticus einer jeden Seite mit dem Oculomotorius beider Seiten zusammen. Dagegen entspringen die Nervenfasern für den Erweiterer der Pupille nach Budge theils aus dem Rückenmark (zwischen dem 5. Hals- bis 6. Brustwirbel) theils aus dem verlängerten Mark: beide Fasergruppen treten in die Bahnen des Sympathicus, die letztgenannten in einem Verbindungsast des Hypoglossus zum oberen Halsganglion. Reizung des Sympathicus wirkt daher erweiternd, Durchschneidung desselben verengernd auf die Pupille. Auf die nämliche Weise wirkt die Reizung des Rückenmarks, so lange der Sympathicus am Halse unverletzt ist, und die Reizung des Hypoglossus, so lange der Sympathicus nicht oberhalb des oberen Halsganglions durchschnitten ist.

Die meisten der früher gangbar gewesenen Hypothesen über die Ursachen der Accomodation sind durch die in den letzten §§. mitgetheilten Thatsachen beseitigt. So vor Allem diejenigen Ansichten, welche die Nothwendigkeit einer Veränderung des brechenden Apparates ganz leugneten, und welche durch den Scheiner'schen Versuch und durch die Untersuchung der Netzhautbilder mit dem Augenspiegel unmittelbar widerlegt werden. Die Ansicht, dass die Accomodation in einer Veränderung der Hornhautkrümmung bestehe, ist dadurch beseitigt, dass die Untersuchung mit dem Ophthalmometer keinerlei Veränderung in der Grösse der Hornhautreflexe beim Nahe- oder Fernesehen nachweisen kann. Als Muskelwirkung, von welcher die veränderte Hornhautkrümmung abhängig sein sollte, nahm man meistens den Druck der äussern Augenmuskeln auf den Augapfel an. Dagegen beobachtet man, dass Durchschneidung oder Lähmung einzelner Augenmuskeln ohne Nachtheil für das Accomodationsvermögen ertragen wird. Auch

könnten sich die Augenmuskeln ihrer Lage nach nur zu einer Retraction des Auges verbinden, nicht aber eine verstärkte Hornhautkrümmung veranlassen. Gegenüber diesen Hypothesen wurde schon von Keppler die Ursache der Accomodation in die Linse verlegt. Er selbst und Viele nach ihm nahmen aber ausschliesslich eine Ortsveränderung der Linse an. Meistens glaubte man, diese Ortsveränderung werde durch Zusammenziehungen des Ciliarkörpers hervorgebracht. Erst Cramer bewies durch die genaue Beobachtung der von der Vorderfläche der Linse herrührenden Reflexbilder, dass keine Ortsveränderung sondern eine Formveränderung der Linse bei der Accomodation stattfindet. Nach Cramer entspringt die Iris auf der Innenfläche des musc. ciliaris und hat daher eine ziemlich gewölbte Form. Bei der Accomodation für die Nähe sollen sich gleichzeitig die Kreis- und Radialfasern der Iris verkürzen, wobei die ersteren den letzteren an ihrem centralen Ende einen festen Ansatzpunkt gäben, so dass die gespannten Radialfasern auf die hinter ihnen liegenden Theile, den Rand der Linse und den Glaskörper, einen Druck ausübten, welcher bewirkte, dass der mittlere Theil der Linse durch die Pupille hervorzuquellen strebte. Cramer hat namentlich an frisch ausgeschnittenen Seehundsaugen, an welchen er mit dem Mikroskop die auf der hintern Fläche des Glaskörpers entworfenen Bilder beobachtete, den Einfluss der Iriscontraction nachgewiesen. Donders hat die Cramer'sche Hypothese etwas modificirt. Nach ihm entspringen die Iris und der Ciliarmuskel zusammen von der Wand des Schlemm'schen Kanals Wenn nun der Ciliarmuskel sich contrahirt, so soll er den Ansatzpunkt der Iris nach hinten ziehen und diese dadurch in eine günstige Lage bringen, um auf die hinter ihr liegenden Theile einen Druck ausüben zu können. Gegenüber diesen Hypothesen führt Helmholtz als directen Beweisgrund für seine Ansicht, dass die Erschlaffung der Zonula durch den Tensor chorioideae die Accomodation bewirke, an, der Dickedurchmesser der herausgenommenen Linse sei stets grösser als der Durchmesser der Linse, so lang sie sich im Auge befinde, während doch nach Krause's Messungen der Brechungsindex sich nicht verändere, also an ein Aufquellen nicht zu denken sei. Man müsse daher annehmen, dass die Linse im Auge stets in der Richtung ihres Dickedurchmessers zusammengedrückt werde. Die von Helmholtz gegen die Cramer-Donders'sche Ansicht vorgebrachten Gründe gelten im wesentlichen auch gegenüber der neuesten Accomodationshypothese von Henke. Dieser betrachtet den Ciliarmuskel als eigentlichen Accomodationsmuskel, und zwar die Radialfasern desselben als Accomodationsmuskel für die Ferne, die von H. Müller beschriebenen, den Rand der Linse umgebenden Circularfasern als Accomodationsmuskel für die Nähe. Dieser vor dem Linsenrand gelegene Circularmuskel soll bei seiner Contraction den Linsenrand nach hinten drücken und dadurch die Vorderfläche der Linse nach vorn wölben. Abgesehen davon dass diese Hypothese auch nur gezwungen das Unverändertbleiben der hintern Linsenfläche erklären kann, widerspricht namentlich die in ihr angenommene active Accomodation für die Ferne den Thatsachen. Zwar hat schon früher Th. Weber eine solche zu erweisen gesucht und sie als negative Accomodation bezeichnete, indem er fand, dass viele Augen noch convergente Strahlen vereinigen können. Wahrscheinlich aber hatte er es hierbei mit Fällen der damals noch nicht näher bekannten Hyperopie zu thun.

Für die Thatsache, dass nur bei der Accomodation für die Nähe eine active Muskelwirkung mit der sie begleitenden Empfindung vorhanden sei, liegt ein in-

directer Beweis in den später (§. 223) mitzutheilenden Beobachtungen über den Einfluss der Accomodation auf die Erkennung von Distanzunterschieden. Wir vermögen nämlich vermittelst der Accomodation nur die Annäherung, nicht die Entfernung eines Gegenstandes aufzufassen. Ueber die Zeitdauer der Accomodation haben Volkmann, Vierordt und Aeby Messungen angestellt, aus denen hervorgeht, dass diese Zeitdauer wächst mit der Annäherung der fixirten Punkte. Die Accomodation erfolgt schneller von fern auf nahe als von nah auf ferne. So erforderte sie z. B. bei Aeby von 430 auf 115 Mm. beinahe 2 Secunden, in umgekehrter Richtung 1,2 Sec. Im Ganzen sind diese Zeiträume sehr beträchtlich, wie es dem Contractionsmodus der glatten Muskeln entspricht. Volkmann hat, nach einer übrigens ungenaueren Methode, viel kleinere Zeiträume verzeichnet. Ueber den Einfluss des Willens und anderer Momente auf die Accomodation vergl. meine unten angeführte Abhandlung. Für die Annahme, dass die Accomodationsbewegungen zunächst auf reflectorischem Wege, durch Reizung der Retina und des nervus opticus, angeregt werden, fehlt der directe Beweis. Dagegen ist dieser Beweis für die von der Lichtstärke abhängigen Irisbewegungen geliefert. Lässt man durch eine Convexlinse gesammeltes Licht auf die Iris direct fallen, so bleibt der Pupillendurchmesser ungeändert. Dieser verengert sich aber rasch, sobald das Licht in die Pupille eindringt und also die Netzhaut trifft. Mayo sah nach Durchschneidung des nervus opticus bei Reizung des centralen Nervenstumpfes die Pupillenverengerung eintreten. Diese blieb aber aus, sobald der Oculomotorius durchschnitten war. Mit dem letzteren Resultat stimmen die Beobachtungen von Budge und Waller, welche nach Durchschneidung des Oculomotorius noch auf Trigeminusreizung Erweiterung der Pupille eintreten sahen, nicht ganz überein *).

§. 212. Die Farbenzerstreuung und die monochromatischen Abweichungen im Auge.

Obgleich beim gewöhnlichen Sehen die Farbenzerstreuung im Auge kaum sich merklich macht, so ist das Auge doch keineswegs achromatisch: es kann niemals vollkommen genau gleichzeitig für alle Strahlen des Spectrums accomodirt sein, sondern es besitzt für Strahlen verschiedener Brechbarkeit auch verschiedene Sehweiten. Man kann sich von dieser Thatsache überzeugen, wenn man durch die punktförmige Oeffnung eines dunkeln Schirms nach einander verschiedenartiges Licht fallen lässt und die Entfernung aufsucht, in welcher jedesmal die Oeffnung noch punktförmig gesehen, die betreffende Farbe also auf der Netzhaut ver-

*) Cramer, Helmholtz, a. a. O. Donders, Nederl. Lancet, Febr. 1852. H. Müller, Archiv f. Ophthalmologie Bd. 3. Derselbe, Verhandlungen der physikal.-med. Gesellschaft in Würzburg, 1859. Henke, Archiv f. Ophthalmologie, Bd. 6. Wundt, Beiträge zur Theorie der Sinnesw., 3. Abh. Budge, die Bewegung der Iris, Braunschweig 1855. Robertson, the calabar bean, Edinb. med. journ, 1863. Mayo, journal de physiologie, par Magendie t. III. Flourens, recherches sur les propriétés et les fonctions du système nerveux, Paris 1842.

einigt werden kann. Man beobachtet dann, dass diese Vereinigung für rothes Licht in weit grösserer Entfernung möglich ist als für violettes Licht. Lässt man daher rothes und violettes Licht mit einander gemischt durch die enge Oeffnung des Schirms fallen, indem man ein purpurrothes Glas, das nur rothe und violette Strahlen durchlässt, hinter derselben aufstellt, so erscheint die Oeffnung niemals punktförmig, sondern in grösserer Entfernung ist ein rother Punkt von einem violetten Zerstreuungskreis und in kleinerer Entfernung ist ein violetter Punkt von einem rothen Zerstreuungkreis umgeben: dort werden die rothen Strahlen auf der Netzhaut und daher die violetten als die brechbareren vor derselben vereinigt, hier werden die violetten Strahlen auf der Netzhaut und daher die rothen als die minder brechbaren hinter derselben vereinigt. Zwischen beiden Distanzen liegt eine Strecke, wobei der Lichtpunkt verbreitert aber einfarbig purpurroth erscheint. Hier decken sich die Zerstreuungskreise der vor der Netzhaut vereinigten violetten und der hinter ihr vereinigten rothen Strahlen. Wenn von dem leuchtenden Punkt nicht bloss rothes und violettes sondern aus allen Farben zusammengesetztes weisses Licht ausgeht, so sind die Erscheinungen der Farbenzerstreuung weit weniger auffallend, denn nun decken sich zum Theil die Zerstreuungskreise der einzelnen Farben, und es erscheint daher um das weisse Feld nur ein weisslich violetter oder weisslich rother Saum, der, weil er sich sehr wenig von dem Weiss des Grundes unterscheidet, leicht übersehen wird.

Die Farbenzerstreuung im menschlichen Auge ist weit geringer als in einem ähnlichen aus Gläsern zusammengesetzten System. Nach Matthiessen beträgt der Abstand des Brennpunkts der rothen vom Brennpunkt der violetten Strahlen 0,58 bis 0,62 Mm., und nach Helmholtz berechnet sich für das reducirte Auge Listing's die Brennweite für Roth zu 20,524, für Violett zu 20,140 Mm. Diese geringe Farbenzerstreuung durch das optische System des Auges beruht darauf, dass die einzelnen durchsichtigen Medien desselben nur ein wenig grösseres Dispersionsvermögen als das destillirte Wasser besitzen.

Genauere Messungen der Farbenzerstreuung hat zuerst Fraunhofer ausgeführt. Matthiessen verfuhr so, dass er den kürzesten Abstand mass, in welchem eine Glastheilung deutlich gesehen werden konnte, wenn sie abwechselnd mit rothem und mit violettem Licht erleuchtet wurde. Der Unterschied war der Unterschied der Sehweite für rothes und für violettes Licht. In einem Auge, dessen brechende Medien aus destillirtem Wasser bestünden, würde nach Matthiessen der Abstand des violetten vom rothen Brennpunkt 0,434 Mm. betragen, also etwas geringer sein als im wirklichen Auge *).

Die monochromatischen Abweichungen des Auges bestehen

*) Helmholtz a. a. O. Matthiessen, Poggendorff's Annalen der Physik, Bd. 71.

darin, dass Strahlen einfarbigen Lichts, welche von einem Objectpunkte ausgehen, nach der Brechung nicht wieder in einem einzigen Punkte sich schneiden. Die monochromatischen Abweichungen des Auges unterscheiden sich von der sphärischen Abweichung genau geschliffener Glaslinsen dadurch, dass sie nicht symmetrisch um eine Axe sind, sondern dass die Strahlen eines homocentrischen Strahlenbüschels nicht nur in den verschiedenen Meridianen des Auges sondern auch in den Abschnitten eines und desselben Meridians in verschiedenen Entfernungen zur Vereinigung kommen. Wenn man daher einen kleinen leuchtenden Punkt (z. B. eine feine Oeffnung in einem dunkeln Schirm) betrachtet, während das Auge nicht auf denselben accomodirt ist, so wird nicht ein kreisförmiges Zersteuungsbild, sondern eine unregelmässig strahlige Figur gesehen, die in beiden Augen und auch für verschiedene Meridiane verschieden ist. Diese Figur ist, wenn sich der Punkt in grösserer Entfernung befindet, als die Accomodationsdistanz beträgt, mehr in die Länge, wenn sich der Punkt in grösserer Nähe befindet, mehr in die Breite gezogen. Wenn die Lichtintensität des Punktes sehr beträchtlich ist, so bleibt das strahlige Aussehen selbst in der Accomodationsdistanz. Ein bekanntes Beispiel der Strahlenfigur bieten die Sterne dar. Da bei weitem die meisten Augen nicht für unendliche Ferne adaptirt sind, so erscheinen die Sterne gewöhnlich als in die Länge gezogene strahlige Bilder. Eine weitere Abweichung, die hierher gehört, besteht darin, dass das Auge niemals gleichzeitig für horizontale und für verticale Linien accomodirt ist. Das Auge ist mehr für die Ferne accomodirt, wenn es horizontale, mehr für die Nähe, wenn es verticale Linien in gleicher Distanz vom Auge betrachten will. Man muss daher eine verticale Linie weiter vom Auge entfernen als eine horizontale, wenn man sie beide gleichzeitig deutlich sehen will.

Die Ursachen der monochromatischen Abweichungen sind im Einzelnen noch wenig ermittelt. Im Ganzen kann das Auge theils durch Unregelmässigkeiten der brechenden Oberflächen zu Abweichungen Veranlassung geben, die der sphärischen Aberration der Glaslinsen entsprechen, theils aber auch durch Ungleichmässigkeiten in der Beschaffenheit der durchsichtigen Medien Verzerrungen der Bilder veranlassen. Vielleicht ist die ungleiche Accomodation für verticale und horizontale Distanzen eine Abweichung ersterer Art, da sie in der Asymmetrie der verticalen und horizontalen Meridiane der brechenden Flächen ihre Ursache haben könnte. Die strahligen Figuren leuchtender Punkte dagegen sind wohl den Abweichungen der zweiten Art zuzuzählen, man vermuthet insbesondere, dass sie in dem strahligen Bau der Linse ihren Grund haben.

Wie die Sterne und andere leuchtende Punkte strahlige Figuren, so entwerfen feine Lichtlinien schwächere Doppelbilder. Hierher gehören die mehrfachen Bilder, welche die meisten Augen von den Hörnern der Mondsichel sehen. Nicht zu verwechseln mit diesen durch Unregelmässigkeiten der brechenden Mittel

bedingten Figuren sind die ihnen ähnlichen strahligen Zerstreuungsbilder, welche durch Befeuchtung der Hornhaut mit Thränen entstehen, sowie die Diffractionsbilder, welche durch Unregelmässigkeiten des Randes der Pupille bedingt sind. Die letzteren unterscheiden sich von Zerstreuungsbildern wesentlich dadurch, dass diese beim Verdecken der Pupille von einer Seite her nach und nach auf einer Seite verschwinden, während Diffractionsstrahlen meistens nach allen Richtungen hin sich erstrecken, so dass, wenn man einen Theil der Pupille bedeckt, hier alle Theile der Figur mehr oder weniger gestört werden. Die ungleiche Accomodation für verticale und horizontale Linien ist zuerst von A. Fick beobachtet worden. Nach ihm ist das unbefangen blickende Auge meistens für Verticallinien accomodirt. Der Brennpunkt für horizontale Strahlen liegt nach Fick 0,035 Mm., nach Helmholtz 0,094 Mm. hinter dem Brennpunkt für verticale Strahlen, eine Abweichung, die beträchtlich kleiner ist als die des Brennpunktes für rothe und für violette Strahlen.

Wenn bei höheren Graden der Asymmetrie der brechenden Flächen die Deutlichkeit des Sehens merklich gestört wird, so bezeichnet man diese Anomalie als Astigmatismus. Je nach der Verschiedenheit der Brechungszustände des verticalen und horizontalen Meridians unterscheidet man verschiedene Formen von Astigmatismus. Bald ist nämlich das Auge im einen Meridian normalsichtig, im andern kurz- oder übersichtig, bald sind beide Meridiane ungleich kurzsichtig oder ungleich übersichtig, bald endlich ist der eine Meridian kurzsichtig, der andere übersichtig. Den Grad des Astigmatismus bemisst Donders nach dem Unterschied des Refractionszustandes beider Hauptmeridiane in derselben Weise wie nach §. 211 die Accomodationsbreite bestimmt wurde, d. h. er drückt den Astigmatismus in der Brennweite einer Linse aus, welche die Brechkraft des einen Meridians derjenigen des andern gleich bringen würde. Man erkennt den Astigmatismus am einfachsten an der Form des Zerstreuungskreises, welchen ein Lichtpunkt bildet. Der Lichtpunkt erscheint immer in einer Richtung zur Linie verbreitet, und aus der Veränderung, welche feine Convex- oder Concavgläser hervorbringen, kann man leicht die Art des Astigmatismus bestimmen. Zur Aufhebung des Astigmatismus bedient man sich der so genannten Cylinderbrillen, es sind dies Convex- oder Concavlinsen, die in der einen Richtung stärker als in der andern gekrümmt sind *).

Als eine Folgeerscheinung der monochromatischen Abweichungen des Auges ist die Irradiation zu betrachten, insofern dieselbe im gut accomodirten Auge stattfindet. Die Irradiation besteht darin, dass stark beleuchtete helle Flächen grösser erscheinen als sie wirklich sind, während die benachbarten dunkeln Flächen um ebenso viel kleiner aussehen. Hat man z. B. neben einander ein weisses Quadrat auf schwarzem Grunde und ein gleich grosses schwarzes Quadrat auf weissem Grunde, so erscheint das erstere viel grösser als das letztere. Schiebt man die Kante eines dunkeln Lineals so vor eine Lichtflamme, dass diese zur Hälfte verdeckt ist, so scheint das Lineal an der Stelle, wo es von der Flamme begrenzt ist, einen Ausschnitt zu haben. Bekanntlich erscheinen in hel-

*) Volkmann, Art. Sehen. A. Fick, Zeitschr. f. rat. Med. n. F. Bd. 2 u. Bd. 5. Donders, Astigmatismus und cylindrische Gläser, Berlin 1862. Knapp, Archiv f. Ophthalmologie, Bd. 8.

len Handschuhen oder Schuhen die Hände oder Füsse grösser als in dunkeln. Die Irradiationserscheinungen sind am auffallendsten, wenn das Auge nicht genau für den Gegenstand accomodirt ist. Dies erklärt sich daraus, dass dann die Zerstreuungskreise des hellen Gegenstandes über seine dunkle Umgebung greifen und ihn so auf Kosten dieser vergrössert erscheinen lassen. Die Irradiation wird daher bei scharfer Accomodation vermindert, aber sie wird nicht ganz aufgehoben, indem sich wegen der monochromatischen Abweichungen auch im accomodirten Auge noch kleine Zerstreuungskreise bilden.

Die Irradiation ist schon seit langer Zeit bekannt. Von Keppler wurde sie auf mangelhafte Accomodation bezogen. Plateau verwarf diese Erklärung, da er auch eine Irradiation bei richtiger Sehweite wahrnahm, er betrachtete die Irradiation als eine Art Mitempfindung. Diese Meinung bekämpfte Welcker, indem er zu Keppler's Ansicht zurückkehrte. Helmholtz hat dann darauf hingewiesen, dass die monochromatischen Abweichungen auch bei vollkommen accomodirtem Auge Irradiationserscheinungen erklärlich machen. Dass wir die Zerstreuungskreise hierbei nicht als graue Ränder um die weissen Objecte, sondern vielmehr diese unmittelber dadurch vergrössert sehen, hat Helmholtz aus dem psychophysischen Gesetze erklärt, nach welchem kleinere Helligkeitsunterschiede namentlich bei intensiver Beleuchtung unserer Empfindung entgehen. (Vergl. §. 203 u. 218). Neuerdings hat noch Volkmann auf Erscheinungen hingewiesen, die sich gerade entgegengesetzt den gewöhnlichen Irradiationserscheinungen verhalten, indem dabei nicht ein helles sondern ein dunkles Object vergrössert erscheint. Betrachtet man z. B. schwarze Fäden auf hellem Grunde, so werden dieselben für breiter gehalten als sie sind. Auch diese Erscheinung hat in den Zerstreuungskreisen ihren Grund, es wird dabei offenbar ein Theil des grauen Zerstreuungskreises noch mit zu dem dunkeln Object gerechnet. Es ergibt sich aus diesen und andern Beobachtungen, dass ein psychologischer Factor bei der Irradiation nicht zu übersehen ist. Bei der Feststellung der Grenze zwischen zwei ungleich hellen Feldern kommt es darauf an, welches derselben auf die Seele den vorwiegenden Eindruck macht, dieses erscheint dann immer durch Hinzurechnung des Zerstreuungskreises vergrössert. Gewöhnlich prädominirt das Helle als solches, daher in den meisten Fällen die Irradiation des Hellen (positive Irradiation); es nimmt aber ausserdem auch das abgegrenzte Object gegenüber seiner Umgebung die vorwiegende Aufmerksamkeit in Anspruch; wo der letztere Einfluss überwiegt und zugleich das Object dunkel ist, kommt daher die Irradiation des Dunkeln zur Erscheinung (negative Irradiation) *).

§. 213. Die entoptischen Erscheinungen.

An diejenigen Ungenauigkeiten der Netzhautbilder, welche durch die Farbenzerstreuung und die monochromatischen Abweichungen entstehen,

*) Plateau, Poggendorff's Annalen, Ergänzungsbd. 1, 1838. Fechner, ebend. Bd. 50. Welcker, über Irradiation, Giessen 1852. Helmholtz, physiolog. Optik. Volkmann, Ber. der sächs. Ges. 1857, und physiolog. Untersuchungen im Gebiete der Optik, 1. Heft, Leipzig 1863.

schliessen wir am zweckmässigsten eine Reihe von Erscheinungen an, die sämmtlich in kleinen dunklen Körpern, welche sich in den brechenden Medien des Auges befinden, ihre nachweisbare Ursache haben. Diese dunkeln Körper werfen, wenn das Innere des Auges in der geeigneten Weise beleuchtet wird, ihre Schatten auf die Netzhaut. Das Auge kann demnach sämmtliche undurchsichtige Theile, die vor der Netzhaut liegen, in ihrem mehr oder weniger deutlichen Schattenbild auf der Netzhaut wahrnehmen. Aus diesem Grunde bezeichnet man auch die genannten Erscheinungen als entoptische Wahrnehmungen.

Die entoptischen Erscheinungen können in der Hornhaut, in der Linse oder im Glaskörper ihren Sitz haben, oder sie können von den vor der lichtempfindenden Schichte der Netzhaut liegenden Gefässen dieser Membran herrühren. Auf der Hornhaut entstehen zuweilen durch Benetzung mit Thränenfeuchtigkeit oder Augensalbe sowie durch Runzelungen der Conjunctiva kreis-, stern- oder unregelmässig wellenförmige Flecke. Die Linse ist der Sitz sehr mannigfaltiger entoptischer Objecte. So rühren nach Listing glänzend helle Flecken mit dunklem Rand, unregelmässig dunkle Flecken im entoptischen Gesichtsfeld von der Linse her. Dunkle radiale Linien sind wohl Andeutungen des strahligen Baus der Linse. Ein unregelmässiger Stern aus lichten Streifen rührt wahrscheinlich von der noch im Fötalzustand erfolgenden Trennung der vorderen Kapselmembran von der Innenseite der Hornhaut her. Die entoptischen Objecte des Glaskörpers zeichnen sich fast sämmtlich durch die Beweglichkeit aus, daher man sie auch als fliegende Mücken (mouches volantes) bezeichnet. Sie erscheinen in den verschiedensten Formen, theils als vereinzelte oder zusammengruppirte Kreise mit hellem Centrum, theils als unregelmässige Gruppen feiner Kügelchen, theils als Perlenschnüre u. s. w. Die fliegenden Mücken zeigen sowohl eine scheinbare als eine wirkliche Bewegung. Scheinbar ist diejenige Bewegung, welche die Bewegung des Auges begleitet. Es fliegt dabei die entoptische Erscheinung vor dem Fixationspunkte her, ohne je von ihm erreicht werden zu können. Eine wirkliche Bewegung beobachtet man, wenn man nach vorheriger Bewegung des Auges plötzlich den Blick fixirt, man sieht dann das entoptische Object seine Bewegung noch eine kurze Zeit mit verlangsamter Geschwindigkeit fortsetzen.

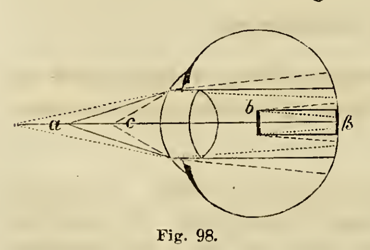


Fig. 98.

Um die angeführten entoptischen Objecte wahrnehmbar zu machen, muss man nahe vor dem Auge einen hellleuchtenden Punkt anbringen, dadurch werden die Schatten, die jene Objecte auf der Netzhaut entwerfen, ziemlich gross und scharf gezeichnet. Denn befindet sich (Fig. 98) der leuchtende Punkt a genau im vordern Brennpunkt, fällt also das Licht parallel auf die Netzhaut, so ist der auf der Netzhaut entworfene Schatten β genau ebenso gross wie das entop-

tische Object b, befindet sich das Licht noch näher als der Brennpunkt (bei c), so ist der Schatten grösser als das Object, in grösserer Ferne dagegen wird er immer kleiner und zuletzt verschwindend klein. Es ergibt sich dies unmittelbar aus dem in Fig. 98 angedeuteten Verlauf der Randstrahlen, wobei die drei angeführten Fälle durch ausgezogene, gestrichelte und punktirte Linien unterschieden sind. Daher kommt es, dass man ohne besondere Hülfsmittel höchstens die entoptischen Objecte des Glaskörpers, die sich sehr nahe vor der Netzhaut befinden, wahrnimmt. Um die andern wahrnehmbar zu machen, benützt man am zweckmässigsten eine Sammellinse von kleiner Brennweite, vor der man in einiger Entfernung eine Lichtflamme aufstellt, und lässt das von ihr gesammelte Licht durch die feine Oeffnung eines dunkeln Schirms fallen. Wird das Auge dieser Oeffnung sehr genähert, so erscheint nun das vom Rand der Iris begrenzte entoptische Gesichtsfeld. Wenn das Auge seine Stellung zu der Lichtquelle verändert, so verändern auch, entsprechend der Bewegung der Schatten auf der Netzhaut, die entoptischen Objecte im Gesichtsfeld ihren Ort. Listing hat diese Bewegung die relative entoptische Parallaxe genannt und sie zur Bestimmung des Orts der entoptischen Objecte im Auge benützt. Er nennt sie positiv, wenn der Schatten sich in gleichem Sinn wie der Visirpunkt bewegt, negativ im entgegengesetzten Fall Die Parellaxe ist null für Objecte, die in der Ebene der Pupille liegen, positiv für Objecte hinter der Pupille, negativ für Objecte vor der Pupille. Für Objecte, welche der Netzhaut sehr nahe liegen, ist die Verschiebung der Schatten fast ebenso gross als die des Visirpunktes, so dass sie den Bewegungen desselben überallhin folgen. Listing wies nach, dass die von der Linse herrührenden entoptischen Figuren leicht aus der Structur derselben sich ableiten lassen, Doncan zeigte die Uebereinstimmung der entoptischen Figuren des Glaskörpers mit mikroskopischen Formen desselben *).

Die entoptische Wahrnehmung der Netzhautgefässe oder die Aderfigur entsteht, wenn man die Netzhaut auf eine ungewöhnliche Weise entweder von der Seite oder bei fortwährender Bewegung der Lichtquelle erleuchtet. Es erscheint dann ein Gefässbaum im Gesichtsfeld, der vollkommen demjenigen, welcher durch Injection der Netzhautgefässe dargestellt oder mittelst des Augenspiegels wahrgenommen werden kann, gleicht. Die Aderfigur entsteht daher offenbar durch den Schatten, welchen die Gefässe der Netzhaut auf dieser entwerfen. Entsprechend der Bewegung, welche dieser Gefässschatten erfahren muss, beobachtet man bei jeder Bewegung der Lichtquelle auch eine Bewegung der Aderfigur. In der Mitte der letzteren sieht man zuweilen eine helle Scheibe mit einem halbmondförmigen Schatten, wahrscheinlich dem Schatten der Netzhautgrube.

Purkinje, der zuerst die Aderfigur beobachtete, hat drei Methoden zur Hervorrufung derselben angegeben. Man sammelt entweder mittelst einer Convexlinse Licht auf dem äussersten Theil der Sclerotica, während man den Blick auf einen dunkeln Hintergrund richtet: es erscheint dann in dem hellerleuchteten Gesichtsfeld die dunkle Gefässfigur. Oder man bewegt eine Kerzenflamme nahe vor

---

*) Listing, Beitrag zur physiologischen Optik, Göttingen 1845. Doncan, de corporis vitrei structura, dissert. 1854.

dem Auge im Kreise herum. Oder endlich man führt eine in ein Kartenblatt gestochene feine Oeffnung vor der Pupille hin und her, während man gegen den lichten Himmel blickt. Bei der ersten Methode, welche die Gefässverzweigung am schönsten zeigt, wird unmittelbar durch das seitlich in die Sclerotica eindringende Licht der Gefässschatten entworfen. Bewegt man daher das Licht, so bewegt sich der Gefässschatten scheinbar in der nämlichen Richtung, denn wenn b sich nach a bewegt (Fig. 99), so bewegt sich gleichzeitig der Schatten β nach α oder im Gesichtsfeld von B nach A. Bei den zwei letzten Methoden wird dagegen zunächst das Bild des Lichtes a′ nach der Richtung der unterbrochenen Linie in α' entworfen und von dort reflectirt, so dass der Schatten nach α'' fällt, bewegt sich a′ nach b′, so geht gleichzeitig α' nach β' und α'' nach β'' oder A′ nach B′: es bewegt sich also auch hier das Bild des Schattens scheinbar in gleichem Sinn wie die Lichtquelle. Wenn dagegen a′ sich senkrecht gegen die Ebene der Zeichnung bewegt, so verhält es sich umgekehrt: hebt sich a′ über diese Ebene, so geht α' unter, α'' wieder über und endlich A′ noch einmal unter dieselbe; hier scheint sich also der Schatten in der entgegengesetzten Richtung zu bewegen als die Lichtquelle. — Die hier ausgeführte Theorie der entoptischen Erscheinung der Aderfigur hat H. Müller gegeben. Zugleich ist von ihm die Bewegung des Gefässschattens zur Bestimmung des Ortes der lichtpercipirenden Schichte der Netzhaut verwendet worden, worauf wir später (in §. 214) zurückkommen werden*).

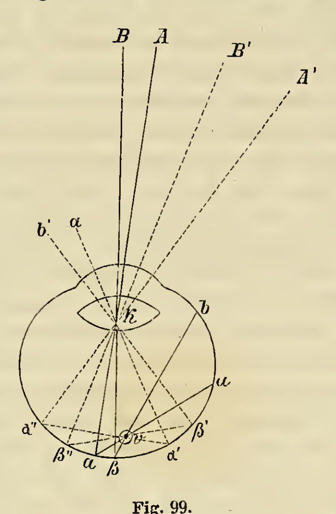


Fig. 99.

B. Licht- und Farbenempfindungen.

§. 214. Die lichtempfindenden Elemente der Netzhaut.

Von den in §. 207 aufgeführten Schichten der Netzhaut ist es allein die Schichte der Zapfen und Stäbchen, welche unter gewöhnlichen Verhältnissen auf äussere Reize Empfindungen vermittelt, insbesondere ist sie ausschliesslich zur Perception von objectivem Licht befähigt. Die Fasern des Sehnerven können durch die allgemeinen Nervenreize (mechanische, chemische, elektrische Reize), nicht aber durch das Licht in Erregung versetzt werden. Dafür dass ausschliesslich die Zapfen- und Stäbchenschichte der Netzhaut die Gesichtsempfindungen vermittelt, gibt es folgende Beweise:

---

*) Purkinje, Beobachtungen u. Versuche zur Physiologie der Sinne, Bd. 1, Prag 1819. H. Müller, Verhandlungen der physikal.-med. Ges. zu Würzburg, Bd. 4.

1) Diejenige Stelle der Netzhaut, an welcher die Stäbchen- und Zapfenschichte fehlt, die Eintrittsstelle des Sehnerven, ist gegen das Licht unempfindlich. Es wird daher diese Stelle auch als der blinde Fleck der Netzhaut bezeichnet. Es liegt dieser Fleck dem Lageverhältniss des Sehnerveneintritts entsprechend, nach innen vom gelben Fleck, er bringt daher (wegen der Umkehr der Bilder) äussere Objecte zum Verschwinden, wenn diese nach aussen vom fixirten Punkte gelegen sind. Der blinde Fleck, der die Gestalt einer unregelmässigen Ellipse hat, umfasst in seinem horizontalen Durchmesser einen Gesichtswinkel von ungefähr 6°, es könnte auf ihm ein 6 bis 7 Fuss entferntes menschliches Angesicht oder eine Reihe von 11 Vollmonden neben einander verschwinden.

Um sich von der Existenz des blinden Flecks zu überzeugen, schliesse man das linke Auge, fixire dann mit dem rechten das Kreuzchen in Fig. 100, und





Fig. 100.

bringe das Buch in eine Entfernung von etwa 1 Fuss vom Auge: es wird dann bei einer gewissen Stellung des Kopfs der schwarze Kreis rechts gänzlich verschwinden und der weisse Grund ohne Lücke erscheinen. Durch Versuche dieser Art ist der blinde Fleck schon von Mariotte entdeckt worden. Dieser schloss daraus, dass die Aderhaut die lichtempfindende Membran sei, weil sie und nicht die Netzhaut am blinden Fleck fehlt. Obgleich diese Ansicht bald von den meisten Physiologen aufgegeben wurde, so haben doch erst die neuesten mikroskopischen Untersuchungen der Netzhaut als richtigen Grund für die Unempfindlichkeit des blinden Flecks das Fehlen der Stäbchen- und Zapfenschichte ergeben. Der wahre Durchmesser des blinden Flecks ist aus dem Gesichtswinkel, den derselbe im Sehfeld einnimmt, von Helmholtz zu 1,5 bis 1,8 Mm. sein Abstand von der Mitte des gelben Flecks zu 4,35 Mm. berechnet worden. Dies stimmt nahe genug mit den von E. H. Weber an Leichen ausgeführten Messungen, wornach der Durchmesser der Eintrittsstelle des Sehnerven 1,7 bis 2,1 Mm., der Abstand seiner Mitte von der Mitte des gelben Flecks 4,05 Mm. beträgt.

Einen noch directeren Beweis dafür, dass die Eintrittsstelle des Sehnerven der blinde Fleck ist, hat Donders beigebracht. Er warf mittelst des Augenspiegels das Licht einer entfernt stehenden Flamme in das Auge des Beobachteten. Dieser hatte, so lange das Flammenbildchen auf die Eintrittsstelle des Sehnerven fiel, keine Lichtempfindung, während dieselbe im Moment entstand, wo jenes Bild auf eine andere Stelle der Netzhaut trat.

Befinden sich Gegenstände im Sehfeld, die nur theilweise den blinden Fleck decken, so ergänzt die Einbildungskraft die Lücke, indem sie dieselbe nach Analogie mit dem Gesehenen ausfüllt. Wenn man z. B. mit einem Auge einen Ring betrachtet, der so gross ist, dass nur ein Theil desselben auf den blinden

Fleck fällt, so sieht man trotzdem, wie E. H. Weber bemerkt hat, den vollständigen Ring; löscht man nun das auf den blinden Fleck fallende Bruchstück des Ringes hinweg, so wird der Ring immer noch vollständig gesehen. Neuerdings hat v. Wittich, dem sich theilweise auch Funke anschliesst, behauptet, dass der Ring nicht vollkommen kreisrund, sondern da wo er auf den blinden Fleck falle, verschmälert erscheine. Ich selbst finde nur, dass das Sehen in diesem Fall noch viel undeutlicher wird, als das indirecte Sehen sonst schon ist, so dass ein Urtheil über die Gestalt der Objecte sehr schwer fällt.

2) Die Vorstellungen, die wir durch den Gesichtsinn von den äusseren Gegenständen empfangen, sind ebenso scharf umschrieben, wie die Bilder auf unserer Netzhaut. Hieraus ist zu schliessen, dass die lichtpercipirenden Endorgane mosaikartig in der Netzhaut gelagert sind, wie dies in Bezug auf die Stäbchen und Zapfen der Fall ist, und dass insbesondere die Faserausbreitungen des Sehnerven kein Licht empfinden.

Das letztere ergibt sich daraus, dass der Ort, an welchem eine Nervenfaser gereizt wurde, in der Empfindung nicht unterschieden werden kann. Wenn also eine Faser in ihrem Verlauf gereizt würde, so müsste derselbe Erfolg eintreten, als wenn dieselbe an ihrem Ende oder überhaupt an beliebigen andern Stellen ihres Verlaufs gereizt worden wäre: jede punktförmige Erregung müsste also eine ausgebreitete Lichtempfindung zur Folge haben.

3) Die Möglichkeit, den Schatten der Netzhautgefässe, die in der Schichte der Sehnervenfasern gelegen sind, wahrzunehmen, beweist, dass die lichtempfindenden Organe in den tieferen Schichten der Netzhaut liegen. Aus der Grösse der Bewegung, welche der entopisch wahrgenommene Schatten dieser Gefässe macht, wenn die Lichtquelle um eine bestimmte Grösse bewegt wird, lässt sich unmittelbar auf die Entfernung schliessen, um welche die den Schatten empfindende Schichte hinter den beschattenden Gefässen gelegen ist. Nach den Beobachtungen von H. Müller beträgt diese Entfernung zwischen 0,17 und 0,36 Mm. Etwa dieselbe Zahl (0,2 bis 0,3 Mm.) erhält man aber bei directer Messung der Entfernung der Stäbchen- und Zapfenschichte von den Gefässen der Netzhaut.

4) Der Durchmesser eines einzelnen Zapfens ist ziemlich genau ebenso gross als die kleinste Distanz zweier Eindrücke, die wir im günstigsten Fall noch eben mit dem Auge wahrnehmen können. Nach den Messungen von M. Schultze beträgt der Dickedurchmesser eines Zapfens am gelben Fleck 0,0022—0,0027 Mm. Die kleinste Distanz eines Netzhautbildes, innerhalb welcher noch zwei Eindrücke geschieden werden können, bleibt nach den nahe übereinstimmenden Messungen von E. H. Weber, Helmholtz u. A. noch ziemlich weit unter dieser Grösse, sie beträgt 0,0043—0,0054 Mm. Wie Volkmann ermittelt hat, kann durch anhaltende Uebung diese Distanz noch weiter verringert werden, so dass wohl angenommen werden darf, sie nähere sich dem kleinsten Zapfendurchmesser, ohne aber denselben je zu erreichen. Die hieraus sich ergebende Wahrscheinlichkeit, dass speciell die Zapfen (nicht die Stäb-

chen) die lichtperipirenden Elemente sind, wird noch durch den Umstand bestätigt, dass an der Stelle des schärfsten Sehens, am gelben Fleck, die Zapfen dicht gedrängt neben einander stehen, während die Stäbchen hier fehlen. Auf den Seitentheilen der Netzhaut ist die Unterscheidungsfähigkeit viel geringer, und zwar nimmt dieselbe um so mehr ab, je weiter man sich vom Netzhautcentrum entfernt. Man nennt daher auch allein dasjenige Sehen, wobei sich die Bilder auf dem gelben Fleck abbilden, das directe Sehen, während man das Sehen mit den Seitentheilen der Netzhaut als indirectes Sehen bezeichnet. Nach Aubert und Förster geschieht die Abnahme der Unterscheidungsfähigkeit verschieden schnell nach den verschiedenen Richtungen, am schnellsten nach oben und unten, am langsamsten nach aussen.

Zur Bestimmung der kleinsten zu unterscheidenden Distanzen benützt man zwei weisse parallele Linien auf dunklem oder dunkle Linien auf hellem Grunde. Man entfernt sich so weit, bis die beiden Linien in eine verschmelzen, aus der zurückgelegten Entfernung und der Distanz der beiden Linien ergibt sich der Gesichtswinkel, die diesem entsprechende Grösse des Netzhautbildchens ist nach §. 210 zu berechnen. Helmholtz wandte für die nämlichen Versuche ein dunkles Drahtgitter auf hellem Grunde an. Er beobachtete hierbei, dass die einzelnen Drähte des Gitters häufig wellenförmig gebogen erschienen; es erklärt sich dies aus der mosaikartigen Anordnung der Zapfen. Die so von den verschiedensten Beobachtern gewonnenen Werthe des kleinsten Gesichtswinkels schwanken fast zwischen 50 und 150, die meisten Messungen halten sich jedoch zwischen 60 und 90 Secunden. In Listing's schematischem Auge entspricht aber einem Gesichtswinkel von 60″ eine Distanz der Netzhautbildchen von 0,00438 Mm., einem Gesichtswinkel von 73″ eine Distanz von 0,00526 Mm. Die neuesten Messungen Volkmann's stimmen damit im Ganzen überein und zeigen nur, dass unter günstigen Umständen und bei grosser Uebung jene Distanz auf etwa 0,0030 Mm. reducirt werden kann. Volkmann selbst bringt jedoch von dieser Grösse noch den Durchmesser des durch Irradiation bedingten Zerstreuungskreises in Abzug, den er zu 0,0025 Mm. berechnet, er behauptet also schliesslich, dass die kleinste erkennbare Distanz nur 0,0005 Mm., d. h. höchstens $^1/_7$ vom Durchmesser eines Zapfens betrage. Dabei ist aber die Annahme Volkmann's, dass die von ihm angewandten dunkeln Fäden durch ihre Zerstreuungskreise den zwischen ihnen befindlichen hellen Raum verengert hätten, keineswegs begründet, da hierbei weit eher eine positive Irradiation, eine Verbreiterung des hellen Zwischenraumes (vgl. §. 212) stattgefunden haben kann. Dann sind aber die direct gemessenen Werthe nicht grösser sondern kleiner als die kleinsten erkennbaren Distanzen.

Aubert und Förster stellten ihre Versuche so an, dass sie fest einen Punkt fixirten, dann in die Seitentheile des Gesichtsfeldes eine weisse Karte mit zwei schwarzen Punkten brachten und so lange verschoben, bis diese Punkte in einen verschmolzen. Dann wurden die Stellen des Gesichtsfeldes notirt, wo bei einer gegebenen Distanz der zwei Punkte die Verschmelzung stattgefunden hatte, und dieser Versuch wurde bei verschiedenen Distanzen der Punkte angestellt. In einer zweiten Versuchsreihe wurden Buchstaben oder Zahlen in das Gebiet des indirecten Sehens gebracht und für die verschiedenen Stellen des Gesichtsfeldes die Grössen bestimmt, welche diese Buchstaben oder Zahlen haben mussten, wenn

sie noch eben deutlich erkannt werden sollten. Es ergab sich hierbei auch die merkwürdige, noch nicht erklärte Thatsache, dass die Accomodation auf die Schärfe des Sehens von Einfluss ist, indem bei scheinbar gleicher in Wirklichkeit aber verschiedener Grösse zweier Zahlen die entferntere, grössere auf einem dem Netzhautcentrum näheren Theil der Netzhaut unerkennbar wird als die nähere, kleinere. Hieraus folgt, dass bei der Accomodation für die Ferne die Abnahme der Sehschärfe auf den Seitentheilen der Netzhaut schneller geschieht als bei der Accomadation für die Nähe *).

§. 215. Erregungsmittel der Netzhaut und des Sehnerven.

Sowohl die Endorgane der Netzhaut wie die Fasern des Sehnerven selbst werden durch alle allgemeinen Nervenreize in Erregung versetzt. Der mechanische Reiz, z. B. ein Druck oder Stoss auf das Auge, erzeugt, wenn er plötzlich und ausgedehnt wirkt, eine Erleuchtung des ganzen Gesichtsfeldes. Ein örtlich beschränkter Druck erzeugt dagegen auch eine beschränkte Lichterscheinung, die man als Druckbild oder Phosphen bezeichnet. Das letztere wird nach Massgabe der vom Druck getroffenen Stelle der Netzhaut nach aussen versetzt. Wenn man z. B. das Auge oben drückt, so erscheint ein heller Fleck an der unteren Grenze des Gesichtsfeldes, wenn man das Auge aussen drückt, so erscheint ein solcher auf der inneren Seite. Auf die Wirkung eines schnell vorübergehenden Drucks ist ohne Zweifel auch das so genannte Accomodationsphosphen zurückzuführen, ein Lichtsaum an der Grenze des Gesichtsfeldes, welcher im Moment aufblitzt, wo man plötzlich das vorher für grosse Nähe accomodirte Auge wieder für die Ferne einrichtet. Eigenthümlich sind die Erscheinungen, die ein mässiger Druck, welcher auf den ganzen Augapfel wirkt, in dem dunkeln Gesichtsfeld hervorruft. Es zeigen sich hier die verschiedensten Formen, rhombische, strahlige, sternförmige Figuren, in oft glänzenden Farben, die auf das mannigfaltigste mit einander abwechseln und, wenn der Druck aufhört, meist noch einige Zeit nachdauern. Mit diesen Erscheinungen verwandt sind jene Lichtempfindungen, die ohne äussere Ursache in dem dunkeln Gesichtsfeld auftreten, und die man als das Eigenlicht der Netzhaut oder auch als das Lichtchaos, den Lichtstaub des dunkeln Gesichtsfeldes bezeichnet hat. Dieses Eigenlicht besteht in einer äusserst schwachen unregelmässigen Erleuchtung des Gesichtsfeldes mit einzelnen hel-

*) Volkmann, Art. Sehen, Verhandlungen der sächs. Ges., 1858 und physiol. Untersuchungen im Gebiete der Optik, 1. Heft. Helmholtz, physiologische Optik. E. H. Weber, Verhandl. der sächs. Gesellschaft 1852. H. Müller, Verhandlungen der phys. med. Ges. zu Würzburg Bd. 4 und Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. 8. Aubert und Förster. Archiv für Ophthalmologie, Bd. 3. v. Wittich, Archiv f. Ophthalmologie, Bd. 9. Funke, Verhandl. der naturf. Ges. zu Freiburg, Bd. 3.

leren, wandelnden Lichtflecken oder Lichtstreifen, denen die Phantasie zuweilen bestimmtere Formen gibt. Wahrscheinlich rührt das Lichtchaos von der im Innern des Auges herrschenden Spannung her, die einen fortwährenden Druck auf die Netzhaut bedingt. Durchschneidung oder Zerrung des Sehnerven erzeugt dieselben Lichtphänomene wie ein heftiger die Netzhaut treffender Reiz, während die Schmerzempfindungen weit geringer sind als bei der Reizung sensibler Hautnerven.

Die subjectiven Gesichtserscheinungen, die bei mässigem Druck auf das Auge oder ohne jede äussere Ursache in dem dunkeln Gesichtsfeld auftreten, wurden besonders von Purkinje studirt und beschrieben. Dass Durchschneidung des Sehnerven keinen oder wenig Schmerz verursacht, hat Magendie erwiesen, und J. Müller hat auf diese Beobachtung vorzüglich seine Lehre von den specifischen Sinnesenergieen gestützt. Den unbedeutenden Schmerz, welchen die Durchschneidung des Sehnerven verursacht, leiten die Meisten von der Beimengung eigentlicher Gefühlsnervenfasern (nervi nervorum) her. Doch ist die Ansicht, dass die Sehnervenfasern selbst bei heftigen Reizen (seien es mechanische, elektrische oder Lichtreize) Schmerzempfindung veranlassen, keineswegs als widerlegt zu betrachten *).

Die elektrische Reizung des Sehnerven und der Netzhaut erzeugt, gemäss dem Gesetz der Erregung der Empfindungsnerven (§. 187), nicht bloss einen Lichtblitz bei dem Entstehen und dem Verschwinden eines Stroms oder bei der Einwirkung von Stromesschwankungen, sondern sie veranlasst auch während der Dauer des constanten Stroms dauernde Lichterscheinungen. Alle diese Erscheinungen sind von der Richtung des Stroms abhängig. Wenn ein aufsteigender Strom durch den Sehnerven geleitet wird, so wird das dunkle Gesichtsfeld der geschlossenen Augen heller und nimmt eine weisslich violette oder bläuliche Färbung an, mit Ausnahme der Eintrittsstelle des Sehnerven, die als ein dunkler Kreis erscheint. Die Erhellung tritt blitzähnlich bei der Schliessung des Stroms ein und nimmt dann sehr rasch an Intensität ab. Wird ein absteigender Strom durch den Sehnerven geleitet, so wird das ganze Gesichtsfeld mit Ausnahme der Eintrittsstelle des Sehnerven dunkler und nimmt eine röthlich gelbe Färbung an, die Eintrittsstelle des Sehnerven aber erscheint als ein bläulich weisser Kreis auf dunklem Grunde; wird der Strom unterbrochen, so wird das übrige Gesichtsfeld wieder heller und der Sehnerveneintritt dunkler. Die abwechselnde Erleuchtung des Gesichtsfeldes erklärt sich hier unmittelbar aus den Modificationsgesetzen, wenn man bedenkt, dass bei den sensibeln Nerven das erregte Organ auf der Seite ihres centralen Endes gelegen ist. Da die Reizung an der negativen Elektrode geschieht, so muss nun auch der aufsteigende Strom Erleuchtung, der absteigende Verdunklung des Ge-

*) Purkinje, Beobachtungen u. Versuche zur Physiologie der Sinne, 2 Bde Prag 1819—25. J. Müller, über die phantastischen Gesichtserscheinungen, Coblenz 1826. Czermak, Wiener Sitzungsber. Bd. 12 u. 15.

sichtsfeldes herbeiführen. Die jedesmal entgegengesetzte Erleuchtung der Eintrittsstelle des Sehnerven ist wahrscheinlich als eine Contrasterscheinung zu deuten.

Die Gesichtserscheinungen bei constanten Strömen von verschiedener Stärke sind vorzüglich von Ritter studirt worden. Er gibt an, ein dem obigen bei mässig starken Strömen zu beobachtender entgegengesetzter Erfolg trete bei sehr starken Strömen ein. Doch sind diese äusserst anstrengenden Beobachtungen bis jetzt noch nicht wiederholt worden. Um die Einwirkung schwacher Ströme auf den Sehnerven zu studiren, genügt eine Säule von 4—5 Grove'schen Elementen, die man in feuchte Elektroden enden lässt, deren eine man mit der Stirn, die andere mit dem Nacken in Berührung bringt. Eigenthümliche Erscheinungen sind von Purkinje im dunkeln Gesichtsfeld beobachtet worden, als er die Elektricität aus einer schmalen Spitze in das Auge einströmen liess: er sah hier im Mittelpunkt des Sehfeldes einen rautenförmigen (bei aufsteigendem Strom hellen, bei absteigendem dunkeln) Fleck, der von mehreren abwechselnd dunkeln und hellen rautenförmigen Bändern umgeben war *).

§. 216. Die Empfindung der einfachen Farben.

Als einfache Farben bezeichnet man in der Physik solches Licht, welches aus Aetherschwingungen von gleicher Geschwindigkeit besteht. Man erhält die einfachen Farben, indem man sie aus dem zusammengesetzten Lichte aussondert, d. h. indem man die Aetherschwingungen von verschiedener Geschwindigkeit, welche das zusammengesetzte Licht bilden, so von einander trennt, dass jede einzelne Geschwindigkeit isolirt zur Auffassung gelangen kann. Dies ist möglich mit Hülfe der Brechung des Lichtes, da nur Licht von übereinstimmender Geschwindigkeit der Aetherschwingungen oder einfaches Licht eine gleiche Brechbarkeit besitzt, während das zusammengesetzte Licht sich in ebenso viel einzelne Lichtarten von verschiedener Brechbarkeit sondert, als in ihm verschiedene Geschwindigkeiten der Aetherschwingungen enthalten sind. Das gewöhnlichste Hülfsmittel zur Trennung des zusammengesetzten Lichts in seine einfachen Bestandtheile ist das Prisma. Wenn man ein Prisma p (Fig 101), dessen brechender Winkel nach unten gekehrt ist, vor das Auge hält, und sich auf der andern Seite des Primas ein leuchtender Punkt l befindet, so wird, wenn dieser leuchtende Punkt aus einer einfachen Farbe besteht, das von ihm ausgehende Licht im Auge o in einem einzigen Punkt wieder vereinigt, und es wird der Punkt l so gesehen, als wenn er an dem Ort v sich befände, denn die Lichtstrahlen werden durch das Prisma in einer Weise abgelenkt, dass sie so in das Auge einfallen, als wenn sie von einem Punkte v herkämen. Sendet dagegen der Punkt l Licht von verschiedener Brechbarkeit aus, so wird nun das

*) Ritter, Beiträge zur näheren Kenntniss des Galvanismus, Bd. 2. Purkinje a. a. O. Pflüger, de sensu electrico, Bonnae 1860.

durch das Prisma gegangene Licht nicht mehr in einem, sondern in mehreren Punkten vereinigt, und zwar in ebenso vielen, als Grade der

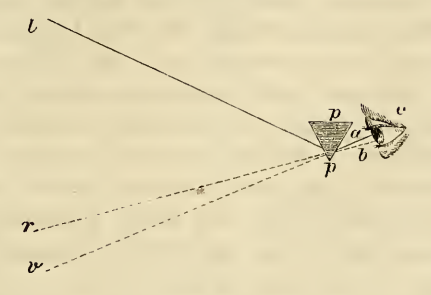


Fig. 101.

Brechbarkeit im Licht l enthalten sind. Ist dies z. B. aus zwei einfachen Farben zusammengesetzt, so wird die stärker brechbare Farbe etwa um den Winkel l p a, die schwächer brechbare um den Winkel l p b von ihrer Bahn abgelenkt, und das Auge sieht nun zwei leuchtende Punkte: den einen aus stärker brechbarem Licht bei v, den andern aus schwächer brechbarem Licht bei r. Sind in der Lichtquelle l alle möglichen Geschwindigkeiten der Aetherschwingung und daher auch der Brechbarkeit in continuirlicher Abstufung vorhanden, so wird das Auge o nicht bloss die zwei Punkte sondern eine ganze Lichtlinie v r sehen. Man bezeichnet das so entworfene Bild, welches die verschiedenen Stufen der Brechbarkeit des leuchtenden Punktes l aus einandergelegt enthält, als das prismatische Spectrum dieses Punktes. Jeder einzelnen Brechbarkeitsstufe entspricht eine bestimmte Qualität der Farbenempfindung. Die brechbarsten Strahlen p a werden violett, die am wenigsten brechbaren p b werden roth empfunden. Zwischen diesen beiden äussersten Farben des Spectrums liegen in der Reihenfolge zunehmender Brechbarkeit Orange, Gelb, Grün, Blau.

Da die Verschiedenheit der Brechbarkeit ziemlich erheblich sein muss, um eine Verschiedenheit der Farbenempfindung zu veranlassen, so gehen die Farbentöne des Spectrums durch Uebergangstinten allmälig in einander über. Nur bei einer durch vergrössernde Hülfsmittel unterstützten Untersuchung des Spectrums zeigt sich dasselbe von einer grossen Zahl dunkler Linien durchzogen. Diese Fraunhofer'schen Linien, so genannt nach ihrem ersten Erforscher, deren man immer mehr und immer feinere findet, je weiter man in der optischen Untersuchung des Spectrums geht, zeigen uns, dass selbst im Sonnenlicht gewisse Stufen der Schwingungsdauer und Brechbarkeit fehlen. Anderseits aber lässt sich objectiv nachweisen, dass das Spectrum auch noch über das Roth und über das Violett hinausgeht, d. h. dass es Schwingungsgeschwindigkeiten des Lichtäthers gibt, die zu langsam oder zu schnell geschehen, als dass das Auge sie empfinden könnte. Die jenseits des Roth liegenden

Strahlen bezeichnet man, weil sie durch ihre Wärmewirkungen nachgewiesen werden können, als die dunkeln Wärmestrahlen; die jenseits des Violett liegenden (ultravioletten) Strahlen dagegen nennt man, weil sie zuerst durch ihre chemische Wirkung bekannt wurden, die unsichtbaren chemischen Strahlen. Die Wärmestrahlen können desshalb von der Netzhaut nicht empfunden werden, weil sie gar nicht zur Netzhaut gelangen, indem die brechenden Medien des Auges sie absorbiren. Die chemischen Strahlen erregen nur eine so schwache Empfindung, dass dieselbe gegen die intensiven Farben des sichtbaren Spectrums verschwindet. Man kann aber dieses ultraviolette Licht unmittelbar sichtbar machen, wenn man durch einen Schirm das übrige Spectrum abblendet und durch einen Spalt des Schirms bloss das ultraviolette Licht gehen lässt, es erscheint dieses dann in indigblauer oder bei grösserer Intensität in bläulichgrauer Farbe. Lässt man die ultravioletten Strahlen durch Chininlösung, Uranglas oder andere fluorescirende Substanzen hindurchgehen, so werden diese Substanzen selbstleuchtend und erzeugen ein Licht, das mindestens 1200mal heller ist als das ultraviolette. Dennoch hört die Fluorescenz genau an derselben Grenze auf, bis zu welcher man bei sorgfältiger Abblendung des übrigen Lichtes das Ultraviolett auch unmittelbar noch wahrnehmen kann. Hieraus ist zu schliessen, dass auch das objective Licht auf der Seite der brechbarsten Strahlen nicht weiter reicht, als die Netzhaut für dasselbe empfindlich ist.

Um die Empfindungen der einfachen Farben vollkommen ungemischt zu erhalten, lässt man einen Strahl Sonnenlicht durch eine kleine Oeffnung in ein vollkommen verdunkeltes Zimmer fallen. Man betrachtet den Strahl entweder direct durch das Prisma und erhält so ein subjectives Spectrum, oder man kann auch an die Stelle des Auges in Fig. 101 eine Linse setzen, durch welche dann ein objectives Spectrum entworfen wird. Die breitesten Frauenhofer'schen Linien sind schon mit blossem Auge wahrzunehmen, für die kleineren muss man dasselbe mit dem Fernrohr bewaffnen. Bei dieser Anwendung einer einzigen Lichtöffnung und eines einzigen Prismas gelangt aber immer noch leicht zerstreutes weisses Licht in das Auge und vermischt sich mit dem Spectralbild. Wo es sich um die Darstellung möglichst reiner Farbenempfindungen handelt, ist es daher zweckmässig, das Licht durch zwei feine Oeffnungen und durch zwei Prismen hindurchgehen zu lassen. Zwischen die erste Oeffnung und das erste Prisma bringt man eine Linse, welche das Licht auf das Prisma concentrirt. Von dem durch dieses entworfenen Spectrum blendet man mittelst der zweiten Oeffnung, welche mit einem feinen beweglichen Spalt versehen sein muss, den grössten Theil ab, so dass nur Licht von einer bestimmten Brechbarkeit in das zweite Prisma fällt, hinter welchem es entweder vom Auge aufgefangen oder mittelst einer Linse objectivirt wird.

Die folgende Tabelle enthält die im Spectrum gewöhnlich wahrnehmbaren Farben mit Angabe der Wellenlänge und der Schwingungsgeschwindigkeit und mit Hinzufügung der hauptsächlichsten dunkeln Linien, letztere sind, da sie als Merkzeichen zur Orientirung im Spectrum dienen, von Fraunhofer mit Buchstaben bezeichnet worden.

Fraunhofer'sche Linie	Farbe	Wellenlänge in Hunderttausendtheilen eines Millim.	Schwingungeschwindigkeit in der Sec.
B	Ende des Roth	6878	452 Billionen
C	Roth	6564	474 „
D	Orange	5888	528 „
E	Grün	5260	591 „
F	Blau	4848	641 „
G	Indigo	5291	724 „
H	Violett	3929	785 „

Als Uebergangstöne unterscheidet man noch Rothorange, Goldgelb, Grünblau, Indigblau. Durch Abblendung aller übrigen Strahlen kann man auch im Roth noch Strahlen bis zu einer Wellenlänge von 0,00081 Millim. wahrnehmen, diese erscheinen dann schwarzroth, dunkle Wärmestrahlen sind dagegen von Fizeau durch Brechung im Flintglasprisma bis zu einer Wellenlänge von 0,00194 Mm. nachgewiesen Die Grenze des Ueberviolett liegt bei einer Wellenlänge von 0,00031 Mm.

Dass die Unsichtbarkeit der überrothen Strahlen in ihrer Absorption durch die Augenmedien begründet sei, hat Brücke nachgewiesen. Er liess Sonnenlicht, das in ein dunkles Zimmer geworfen war, durch ein vorn und hinten mittelst einer Terpentinölflamme berusstes Auge fallen, wodurch die leuchtenden Strahlen ausgeschlossen wurden: es konnte dann mittelst eines Thermomultiplicators keine Spur durch das Auge gegangener Wärmestrahlen mehr nachgewiesen werden. Ebenso vermuthete Brücke, dass die Unsichtbarkeit der ultravioletten Strahlen auf ihrer Absorption im Auge beruhe, er schloss dies daraus, dass die photographische Wirkung des übervioletten Lichtes bei Einschaltung der Augenmedien beträchtlich abnahm. Dagegen zeigten jedoch Donders und Rees, dass die Fluorescenz, welche durch überviolettes Licht bewirkt werden kann, nicht erheblich geringer wird, wenn man dasselbe zuvor durch die Augenmedien gehen lässt, und Helmholtz machte die übervioletten Strahlen durch Ausschluss alles übrigen Lichtes direct sichtbar und bewies zugleich durch Vergleichung der Grenze der Empfindlichkeit mit der Grenze der Fluorescenzwirkung, dass das Spectrum hier ebenso weit empfunden werden kann, als überhaupt objectives Licht vorhanden ist *).

§. 217. Die Empfindung der zusammengesetzten Farben.

Wenn eine und dieselbe Stelle der Netzhaut von Licht verschiedener Grade der Schwingungsdauer getroffen wird, so entstehen Farbenempfindungen, welche im Allgemeinen von den Empfindungen der einfachen Farben verschieden sind, und welche nur in seltenen Fällen die einfachen Farben, aus denen sie hervorgingen, unmittelbar erkennen lassen. So ist es z. B. leicht, in dem Purpurroth, welches aus der Zusammensetzung von Roth und Violett entsteht, sowohl Roth als Violett

*) Brücke, Müller's Archiv, 1845, Poggendorff's Annalen, Bd. 65 u. 69. Donders, Müllers Archiv, 1853. Helmholtz, Poggendorff's Annalen Bd. 94.

zu erkennen, aber es ist nicht möglich, aus dem Grau oder Weiss, welches durch Zusammensetzung von Roth, Violett und Grün erhalten werden kann, irgend eine dieser Farbencomponenten herauszulesen. Der Gesichtsinn besitzt also nicht wie der Gehörsinn die Fähigkeit der unmittelbaren Zergliederung der Empfindung in ihre einfacheren Bestandtheile, sondern wir müssen, um zu erfahren, aus welchen Farbeneindrücken die Empfindung irgend einer zusammengesetzten Farbe hervorgegangen ist, entweder diese Farbe objectiv in ihre einfachen Bestandtheile zerlegen oder untersuchen, wie dieselbe aus einfachen Farben objectiv zusammengesetzt werden kann. Es muss somit die physikalische Analyse und Synthese der zusammengesetzten Farben der Untersuchung ihrer Empfindung zu Grunde gelegt werden. Von der Analyse des zusammengesetzten Lichts haben wir im vorigen §. bereits gehandelt. Wir haben dort gefunden, dass jede Mischfarbe mittelst des Prismas in einfache Spectralfarben zu zerlegen ist. Aus den verschiedenen Mischungsverhältnissen der Spectralfarben ist alles zusammengesetzte Licht hervorgegangen, das wir beobachten können. Hieraus darf jedoch nicht geschlossen werden, dass wir, um durch Synthese alle zusammengesetzten Farben herstellen zu können, umgekehrt auch der sämmtlichen einfachen Farben des Spectrums bedürfen, sondern es ist klar, dass, sobald nur durch die Mischung zweier einfacher Farben eine Empfindung erzeugt werden kann, die einer durch eine andere einfache Farbe hervorzurufenden Empfindung vollkommen gleicht, wir auch nur einen Theil der Spectralfarben nöthig haben werden, um alle möglichen Farbenempfindungen hervorzubringen. Jene Voraussetzung zeigt sich nun in der That verwirklicht. Wir können z. B. dasselbe gesättigte Gelb, das wir als Spectralfarbe kennen, auch erhalten durch Mischung von Grün und Orange, wir können ein reines Grün darstellen durch Mischung der spectralen Uebergangstöne Blaugrün und Grüngelb, u. s. w. Ebenso bedarf es, um die Empfindung Weiss hervorzurufen, keineswegs nothwendig der Zusammensetzung aller aus der prismatischen Zerlegung des weissen Lichts hervorgegangenen Spectralfarben, sondern man kann aus je zwei geeignet gewählten dieser Spectralfarben Weiss erzeugen. Farben, die auf diese Art gemischt Weiss geben, nennt man Ergänzungsfarben oder Complementärfarben. Unter den Spectralfarben sind complementär:

Roth und Grünlichblau
Orange und Cyanblau
Gelb und Indigblau
Grünlichgelb und Violett.

Dabei gibt jedoch keineswegs die Mischung der einem und demselben Spectrum unmittelbar entnommenen Complementärfarben die Empfindung Weiss, sondern die Intensitäten beider Farben müssen in einem ganz bestimmten Verhältniss zu einander stehen. Das nämliche gilt in

Bezug auf die Uebergangsfarben, die man durch Zusammensetzung zweier Spectralfarben erhalten kann. Die Spectralfarben besitzen demnach in Mischungen eine verschiedene färbende Kraft. Am wirksamsten ist Violett, am unwirksamsten Gelb, zwischen beiden liegen Indigblau, Roth und Cyanblau, Orange und Grün. Dies bedeutet also, dass man vom Violett relativ die kleinste, vom Gelb die grösste Quantität zu nehmen hat, um mit der entsprechenden Complementärfarbe Weiss zu erzeugen. Sobald die eine Farbe im Uebergewicht ist, so erhält man statt des Weiss einen weisslichen Ton der überwiegenden Farbe. Für die Resultate der Mischung solcher Farben, welche nicht complementär sind, lässt sich folgende Regel aufstellen. Wenn die zwei Farben einander näher stehen als Complementärfarben, so erzeugt die Mischung eine im Spectrum zwischen ihnen liegende Farbe, welche um so gesättigter ist, je näher sich die Farben stehen, dagegen um so mehr mit Weiss gemischt, je weiter sie von einander entfernt sind; liegen aber die zwei Farben weiter von einander als Complementärfarben, so erhält man entweder Farben, die zwischen einer der Mischfarben und dem Ende des Spectrums liegen, oder man erhält, falls die Enden des Spectrums (Roth und Violett) selbst mit einander gemischt werden, Purpurroth, und dabei wird die aus der Mischung hervorgegangene Farbe um so gesättigter je grösser der Abstand der gemischten Farben im Spectrum ist. Durch Mischung von mehr als zwei einfachen Farben lässt sich keine Mischfarbe erhalten, die nicht auch durch Mischung von bloss zwei Farben dargestellt werden könnte. Ferner ist jede Mischfarbe mit Ausnahme des Weiss in seinen verschiedenen Intensitätsabstufungen und des Purpur, das gleichsam die Reihe der Spectralfarben ergänzt, auch als Spectralfarbe vorhanden, es können niemals neue Farben durch die Mischung entstehen; nur haben die Mischfarben stets einen minder gesättigten, weisslicheren Farbenton als die entsprechenden einfachen Farben des Spectrums. Man kann daher die Regel aufstellen: Die Empfindung, die durch beliebig gemischtes Licht erregt wird, kann immer auch hervorgebracht werden durch Vermischung einer Spectralfarbe oder des aus spectralem Roth und Violett gemischten Purpur mit einer gewissen Quantität weissen Lichtes. Da nun das weisse Licht selber sich aus zwei beliebigen Complementärfarben erhalten lässt, so ergibt sich hieraus weiterhin, dass jede Farbe aus höchstens drei einfachen Farben zusammengesetzt werden kann. Wählt man drei Farben, von denen zwei zusammen eine Mischfarbe geben, welche der dritten complementär ist, so lassen sich aus *denselben drei Farben* alle andern Farben und das gemischte Licht zusammensetzen. Man nennt diese drei Farben, auf welche somit alle Farbenempfindungen zurückgeführt werden können, die *drei Grundfarben*. Diejenigen einfachen Farben, aus welchen dies am vollkommensten geschehen kann, sind, wie *Thomas Young* zuerst gezeigt hat, *Roth*, *Grün* und *Violett*. Zwar gibt es noch andere

Farbencombinationen, durch deren Zusammensetzung sich Weiss und die andern Farben erhalten lassen, aber man müsste dann zum Theil zusammengesetzte Farben zu Grundfarben wählen.

Die sich hieraus ergebende Wahrscheinlichkeit, dass Roth, Grün und Violett die Grundfarben sind, ist in augenfälliger Weise durch die Untersuchung einer eigenthümlichen Abnormität des Gesichtsinns, die man als Farbenblindheit bezeichnet, bestätigt worden. Die Farbenblindheit besteht in dem Unvermögen oder in der Unvollkommenheit der Farbenunterscheidung. Die Farbenblinden verwechseln stets bestimmte Farben mit einander, und die nähere Untersuchung zeigt, dass alle ihnen möglichen Licht- und Farbenempfindungen durch zwei statt durch drei Grundfarben hervorgerufen werden können, dass ihnen also eine Grundfarbe fehlt. Diese Grundfarbe ist bei der überwiegenden Mehrzahl der Farbenblinden das Roth (Rothblindheit); ihnen erscheint ein tiefes Roth wie Grau oder Schwarz, helleres Roth verwechseln sie mit Grün, und eine Mischung von Blau und Gelb erscheint ihnen weiss. Wenn aber Roth als die eine der Grundempfindungen festgestellt ist, so bleiben als die beiden andern nur Grün und Violett übrig; überdies scheint in seltenen Fällen auch eine Unempfindlichkeit für Grün vorzukommen.

Roth, Grün und Violett haben wir daher als Grundfarben oder, richtiger ausgedrückt, die von ihnen herrührenden Empfindungen haben wir nach Th. Young's Theorie als Grundempfindungen zu betrachten, aus deren Combination alle Licht- und Farbenempfindungen entstehen. Man kann dies graphisch durch ein Dreieck darstellen, dessen Ecken durch die drei Grundempfindungen gebildet werden: es sind dann alle möglichen Farben- und Lichtempfindungen von den Seiten dieses Dreiecks eingeschlossen. Die Spectralfarben liegen, wie es die Fig. 102 zeigt, an zwei gegenüberliegenden Seiten des Dreiecks, während die dritte Seite, zwischen Roth und Violett, dem Purpur entspricht, innen liegen die gemischten Farbentöne und Weiss. Diese Construction und das ihr zu Grunde liegende Princip der Farbenmischung stimmt aber in einem Punkte nicht ganz mit der Wirklichkeit überein: es sind nämlich die auf den Seiten des Dreiecks liegenden Farben, die durch Mischung je zweier der Grundfarben entstehen, nicht ganz so gesättigt wie die Farben des Spectrums, sondern sie verhalten sich so, als wenn die letzteren noch mit etwas Weiss gemischt wären. Eine einfache von Helmholtz der Young'schen Theorie beigefügte Annahme beseitigt jedoch diese Schwierigkeit. Man setzt voraus, die Grundfarbe oder Grundempfindung Grün sei noch gesättigter als die Spectralfarbe Grün, der letz-

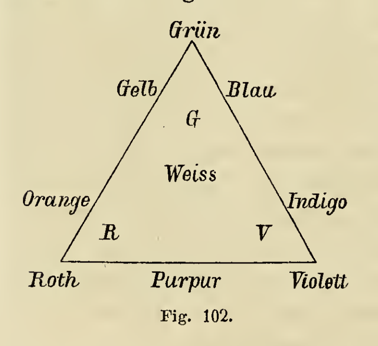


Fig. 102.

teren sei also schon die Empfindung Weiss in geringem Masse beigemengt; dieselbe Annahme macht man in Bezug auf Roth und Violett. Man verlegt also damit die Spectralfarben Grün, Roth und Violett in das Innere des Dreiecks, etwa nach G, R und V. Man kann sich nach dieser Annahme die Farben, in der Weise wie es die Fig. 103 versinnlicht, in einen Kreis angeordnet vorstellen, der in dem Dreieck, dessen Ecken durch die drei Grundempfindungen gebildet werden, eingeschlossen liegt. Die Peripherie des Kreises wird durch die Spectralfarben eingenommen, weiter nach innen liegen die Mischfarben, und im Centrum liegt das Weiss. Diese Annahme, wornach die drei Grundfarben gar keinen reellen Empfindungen entsprechen, hat darin ihre Berechtigung,

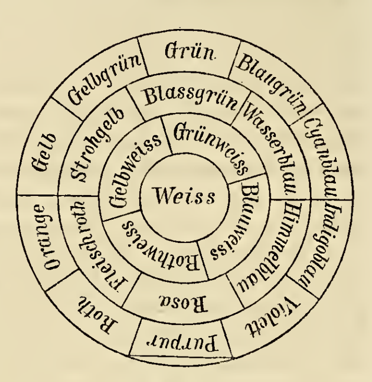


Fig. 103.

dass diese Zerlegung der Farben nach dem Farbendreieck überhaupt nur eine subjective Bedeutung besitzt, d. h. dass sie nur für unsere Farbenempfindungen, nicht für die objectiven Farben Gültigkeit hat. Das Weiss, welches durch die gleichzeitige Einwirkung aller Spectralfarben auf unsere Netzhaut entsteht, ist objectiv völlig verschieden von dem Weiss, das wir bloss aus zwei Complementärfarben zusammenmischen, aber subjectiv ist es für uns ununterscheidbar, der Vorgang, der durch beide Arten von Licht in unserer Netzhaut angeregt wird, ist identisch. Die specielle Voraussetzung, die hiernach in Bezug auf die Lichtempfänglichkeit der Netzhaut gemacht werden muss, ist folgende: In der Netzhaut sind innig mit einander gemengt dreierlei Arten von Endorganen enthalten, die ersten erregen die Empfindung Roth, die zweiten die Empfindung Grün, die dritten die Empfindung Violett. Objectives Licht, mag es einfach oder zusammengesetzt sein, erregt immer alle drei Endorgane gleichzeitig, nur in verschiedener Stärke. So erregt das spectrale Roth stark die rothempfindenden, schwach die beiden andern Endorgane; Gelb erregt mässig stark die roth- und grün empfindenden, schwach die violetten; Grün erregt stark die grün empfindenden, schwach die beiden andern; Blau erregt mässig stark die grün- und violettempfindenden, schwach die beiden andern; Violett erregt stark die violettempfindenden, schwach die beiden andern; endlich Weiss und weissliche Farben erregen alle drei Endorgane in ziemlich gleicher Stärke. In den gewöhnlichen Fällen von Farbenblindheit, in welchen alle Empfindungen aus Grün und Violett zusammengesetzt werden können, fehlen offenbar die rothempfindenden Endorgane, oder sie sind mangelhaft entwickelt.

Zwischen den Resulaten der Analyse und der Synthese des Lichtes besteht auf den ersten Anschein ein Widerspruch, indem uns die Zerlegung des gewöhn-

lichen weissen Lichtes mit Hülfe des Prismas die ganze Reihe der Spectralfarben nebst ihren vielen Uebergangstönen ergibt, während aus bloss zweien dieser Farben weisses Licht und aus dreien nebst dem weissen Licht jede mögliche andere Farbe sich darstellen lässt. Brewster stellte, um diesen Widerspruch auszugleichen, die Hypothese auf, dass Licht von constanter Brechbarkeit desshalb noch kein homogenes Licht von unveränderlicher Farbe sei, sondern dass in jedem Theil des primatischen Spectrums Licht von dreierlei Farben vorhanden sei, entsprechend den drei Grundfarben, nur in verschiedenem Mischungsverhältniss. Helmholtz hat die Unhaltbarkeit dieser Hypothese dargethan. Der ganze scheinbare Widerspruch verschwindet, wenn man die Young'sche Hypothese adoptirt, wornach die drei Grundfarben lediglich eine subjective Bedeutung haben, eigentlich nur Grundempfindungen sind. Thomas Young hat Roth, Grün und Violett als die drei Grundfarben angenommen, und Maxwell hat die Richtigkeit dieser Annahme durch die sorgfältige Untersuchung Farbenblinder bestätigt. Nach Schelske beruht die Unvollkommenheit unseres Farbenunterscheidungsvermögens auf den Seitentheilen der Netzhaut auf derselben Ursache, es fehlt uns hier die Empfindlichkeit der Netzhaut für Roth, so dass also die Farbenblindheit nur durch die Ausdehnung dieses in jedem Auge vorkommenden Zustandes der seitlichen Theile auf die Mitte der Netzhaut bedingt ist.

Sehr allgemein galten früher und gelten bei den Malern noch heute Roth, Gelb und Blau als Grundfarben. Aus diesen lässt sich jedoch Weiss gar nicht zusammensetzen, und die Meinung, dass aus denselben die übrigen Farben zusammengesetzt werden könnten, entstand nur desshalb, weil man früher zu den Farbenmischungsversuchen die Mischung pulveriger oder flüssiger Pigmente anwandte. Hiebei bekommt man aber, wie Helmholtz bemerkt hat, ebenso wenig ein aus der Farbe der Pigmente gemischtes Licht, als man beim Durchsehen durch zwei verschiedenfarbige Glasplatten das aus der Farbe beider Platten gemischte Licht sieht. Es geschieht hier statt einer Summation vielmehr eine Subtraction der beiden Farben. Ist z. B. die erste Glasplatte roth, die zweite gelb, so lassen sie zusammen dasjenige Licht durch, welches sie beide ziemlich gleich wenig absorbiren, d. h. grünes Licht. So kommt es, dass bei der Mischung der Pigmente aus Roth und Gelb Grün entsteht, niemals aber bei der Mischung der Farben selber. Richtige Resultate kann man von der Farbenmischung nur erhalten, wenn man entweder unmittelbar die Aetherwellen mischt, oder wenn man die Empfindungseindrücke mischt. Ersteres lässt sich bewerkstelligen, indem man verschiedene Spectra oder verschiedene Theile desselben Spectrums zum Decken bringt. Am zweckmässigsten geschieht dies dadurch, dass man einen V-förmigen Spalt in einem dunkeln Schirm durch ein Prisma mit senkrecht stehender brechender Kante betrachtet. Noch einfacher kann man Aetherwellen mischen, wenn man durch eine schräg gehaltene Glastafel nach einem farbigen Object blickt und gleichzeitig durch dieselbe Glastafel reflectirtes Licht von einem andersfarbigen Object in das Auge des Beobachters fallen lässt. Zur Mischung der Farbeneindrücke dient der Farbenkreisel. Es ist dies eine in schnelle Rotation versetzte Scheibe, auf welcher verschiedenfarbige Sectoren angebracht sind. Bei hinreichend schneller Rotation verschmelzen die Eindrücke auf der Netzhaut zur Empfindung der Mischfarbe. Man kann hierbei sehr leicht die Quantitäten farbigen Lichtes, die man mischen will, abstufen, indem man die Grösse der einzelnen farbigen Sectoren verändert.

Die Darstellung der Farben in einem Dreieck rührt schon von Newton her, der dieselbe wählte, um nach den Regeln der Schwurpunktsconstruction die Misch-

farbe zu finden. Auch als einen Kreis hat Newton zuerst die Farbentafel dargestellt. Beide Constructionen lassen sich in der Weise, wie es oben geschehen ist, vereinen, wenn man den Farbenkreis in ein Farbendreieck einträgt, dessen Ecken den objectiv nicht existirenden Grundempfindungen entsprechen. Berücksichtigt man auch noch die verschiedenen Lichtstärken der in der Natur vorkommenden Farben, so kann man, wie es Lambert gethan hat, aus dem Farbenkreis eine Farbenpyramide machen, indem man von der Basis nach der Spitze allmälig die dunkleren Farbentöne sich folgen lässt. In einem mittleren Durchschnitt dieser Pyramide erhält man am Rand Rothbraun (Mischung aus dunklem Roth und Purpur), Braun (dunkles Gelb), Olivengrün und Graublau, in der Mitte Grau; die Spitze entspricht dem Schwarz (der geringsten Intensität des weissen Lichtes) *).

§. 218. Die Intensität der Licht- und Farbenempfindung.

Die Lichtempfindungen des Auges folgen in Bezug auf ihre Intensität dem in §. 203 erörterten psychophysischen Gesetze. Bei den verschiedensten Graden der Lichtstärke bildet also diejenige Differenz derselben, welche gerade noch unterschieden werden kann, nahehin denselben Bruchtheil der ganzen Lichtstärke. Nach Fechner ist dieser constante Bruchtheil ungefähr $^1/_{100}$, in den Messungen Anderer wechselt er zwischen $^1/_{50}$ und $^1/_{120}$. Man kann sich von der Gültigkeit des psychophysischen Gesetzes für die Lichtempfindungen leicht überzeugen, wenn man im verdunkelten Zimmer eine weisse Tafel W mit zwei gleichen Kerzenflammen a und b beleuchtet und einen Stab S davor aufstellt, der nur zwei Schatten (α und β) auf der Tafel entwirft. Der Schatten α wird von dem Licht b, der Schatten β von dem Licht a erleuchtet. Rückt man also z. B. das Licht b in grössere Entfernung, so wird der Schatten α dunkler. Man kann nun leicht diejenige Distanz von a und b auffinden, wo diese Verdunkelung eben anfängt, merklich zu werden.

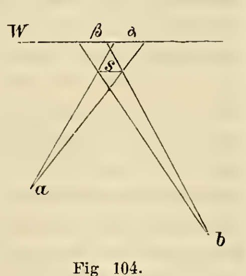


Fig 104.

Da aber die Beleuchtungsstärken sich umgekehrt wie die Quadrate der Entfernungen der Lichter von der Wand verhalten, so ergibt sich hieraus unmittelbar diejenige Differenz der Beleuchtungsstärken, die eben für die Empfindung merklich wird. Das so aufgefundene Gesetz für die Abhängigkeit der Empfindungsstärke von der Lichtstärke verliert jedoch seine Gültigkeit bei sehr kleinen und bei sehr grossen Lichtintensitäten.

---

*) Th. Young, lectures on natural philosophy, London 1807. Helmholtz, Poggendorff's Annalen Bd. 86 u 87, Müller's Archiv 1852, und physiologische Optik. Grassmann, Poggendorff's Annalen, Bd. 89. Maxwell, Phil. Mag. vol. XIV.

Bei den schwächsten Beleuchtungen macht sich nämlich der Umstand geltend, dass im Auge fortwährend, auch in absoluter Finsterniss, eine schwache Lichtempfindung vorhanden ist (§. 215). Dieses Eigenlicht der Netzhaut hat Volkmann photometrisch bestimmt, indem er es mit dem von einer schwarzen Sammtfläche reflectirten Licht einer Kerzenflamme verglich, und gefunden, dass dasselbe gleich der Helligkeit jener schwarzen Sammtfläche beleuchtet durch eine Stearinkerze von 9 Fuss Entfernung sei. Es folgt hieraus, dass bei einer schwachen Beleuchtung, gegen welche die Stärke des Eigenlichtes nicht verschwindend ist, die Steigerung der Lichtstärke relativ grösser sein muss, denn man müsste, um auch hier das richtige Verhältniss zu finden, das Eigenlicht des Auges zu der äusseren Beleuchtung addiren. Ebenso verhält es sich bei sehr intensiven Helligkeiten, indem auch hier der Bruchtheil, um welchen die äussere Lichtstärke wachsen muss, nach der für alle Sinnesempfindungen gültigen Regel (§. 203) immer grösser wird.

Um das psychophysische Gesetz im Gebiet der Lichtempfindungen nachzuweisen, kann man statt der oben angegebenen, von Bouguer und Fechner angewandten photometrischen Methode nach Masson auch weisse rotirende Scheiben anwenden, an denen ein kleines Segment der Peripherie geschwärzt ist. Man sucht, wie gross dieses Segment gemacht werden muss, damit der bei rascher Rotation zu sehende graue Ring eben merklich wird. Aus dem Verhältniss der hier erforderlichen Grösse des Segments zur Grösse der ganzen Kreisperipherie ergibt sich unmittelbar der eben merkliche Unterschied, und die Constanz dieses Verhältnisses bei verschiedener Intensität der äussern Beleuchtung bestätigt das psychophysische Gesetz. Ebenso lässt sich das letztere nach Fechner aus den Beobachtungen über die Sterngrössen entnehmen. Die Grössenklassen der Sterne sind nach der Intensität des Lichteindrucks auf das Auge bestimmt worden. Vergleicht man die hierbei erhaltenen Resultate mit den objectiv photometrisch angestellten Messungen der Lichtintensität der Sterne, so ergibt sich wieder das psychophysische Gesetz. Endlich wird das letztere gerade im Gebiet der Lichtempfindungen im Allgemeinen schon durch die tägliche Erfahrung bestätigt. Wenn auf den Schatten, welchen eine Lampe wirft, plötzlich die Sonne zu scheinen anfängt, so verschwindet derselbe. Hier ist der absolute Lichtunterschied zwischen dem beschatteten und nichtbeschatteten Feld in beiden Fällen gleich, denn das Sonnenlicht addirt sich gleichmässig zu der schwächeren und zu der stärkeren Beleuchtung, d. h. ein gleicher absoluter Unterschied der Lichtintensität ist bei schwächerer Beleuchtung merklich, während er bei stärkerer Beleuchtung unmerklich wird. Ferner ist es bekannt, dass im Mondschein der Unterschied zwischen Licht und Schatten viel greller erscheint, als im Sonnenschein, ein Umstand, den die Maler zur Kennzeichnung der Mondscheinlandschaften benützen.

Auf die Abweichungen vom psychophysischen Gesetze bei sehr intensiven und sehr schwachen Lichtempfindungen hat schon Fechner hingewiesen, und es ist dann von Helmholtz und Aubert gezeigt worden, dass diese Abweichungen noch etwas grösser sind, als man ursprünglich geglaubt hatte. Darin liegt jedoch natürlich kein Grund, die Gültigkeit des psychophysischen Gesetzes überhaupt zu leugnen, da nachweislich jene Abweichungen von Störungen herrühren, die sich

von einer gewissen oberen und unteren Grenze an dem reinen Ausdruck des Gesetzes entgegenstellen *).

Wenn unser Auge verschiedenfarbiges Licht vergleicht, so ist die relative Intensität der Empfindungen nicht bloss von der Intensität, sondern auch von der Beschaffenheit der Farbeneindrücke abhängig. Nachdem wir im Obigen die bei der Vergleichung gleichartigen Lichtes hervortretende Abhängigkeit von der objectiven Lichtintensität oder der lebendigen Kraft der Aetherschwingungen dargethan haben, bleibt uns jetzt die bei der Vergleichung verschiedenfarbigen Lichtes hervortretende Abhängigkeit von der objectiven Lichtqualität oder von der Schwingungsdaner zu betrachten übrig. Die Untersuchung zeigt, dass diese Abhängigkeit der Intensität der Lichtempfindung von der Schwingungsdauer zugleich eine Function der Lichtstärke ist, indem die brechbarsten Strahlen bei intensiver Beleuchtung heller als die minder brechbaren und umgekehrt diese bei schwacher Beleuchtung heller als die brechbareren erscheinen. In grellem Tageslichte erscheinen z. B. blaue und violette Farben matt im Vergleich mit rothen oder gelben, in der Abenddämmerung dagegen werden blaue oder violette Gegenstände noch in ihrer Farbe wahrgenommen, indess rothe schon schwarz aussehen. Hieraus ergibt sich, dass die Intensität der Empfindung, die durch Licht verschiedener Schwingungsdauer erzeugt wird, mit der Zunahme der objectiven Lichtintensität nach einem verschiedenen Gesetze wächst, indem bei den brechbareren Strahlen die Lichtempfindung mit Zunahme der Lichtstärke anfangs schneller und später langsamer zunimmt, als bei den minder brechbaren Strahlen.

In Fig. 105 würde hiernach die Curve a b dieses Gesetz des Wachsthums für die violetten, die Curve a c dasselbe für die rothen Strahlen ausdrücken. Zugleich ist aus dieser Figur ersichtlich, dass es für je zwei Farben eine gewisse Lichtintensität (d) geben muss, bei welcher auch die Empfindungsintensität gleich ist. Folgt man der Hypothese von Th. Young, so muss man zur Erklärung dieser Thatsachen annehmen, dass in den dreierlei Endorganen die Abhängigkeit der Empfindungsstärke von der Lichtstärke in der angegebenen Weise sich unterscheide **).

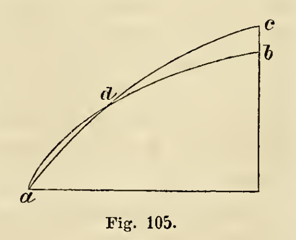


Fig. 105.

§. 219. Verlauf und Nachwirkungen der Netzhauterregung.

Der Verlauf der Erregung in der Netzhaut verhält sich ähnlich wie der Erregungsverlauf in den Nerven. Wenn ein rasch vorüber-

*) Fechner, Elemente der Psychophysik, Bd. 1. Helmholtz, physiol. Optik. Aubert, Physiologie der Netzhaut, 1. Heft, Breslau 1864.

**) Dove, Poggendorff's Annalen, Bd. 85. Helmholtz, ebend. Bd. 94.

gehender Lichtreiz auf die Netzhaut einwirkt, so beginnt die Erregung kurze Zeit nach geschehener Einwirkung des Reizes, und sie dauert noch einige Zeit an, nachdem der Reiz schon aufgehört hat zu wirken. Auf dieser Nachdauer der Reizung beruht es, dass hinreichend schnell wiederholte Lichteindrücke ähnlicher Art dieselbe Wirkung auf das Auge ausüben wie eine continuirliche Beleuchtung. Wenn man auf der Scheibe des Farbenkreisels abwechselnd schwarze und weisse Sectoren oder Sectoren von verschiedener Farbe anbringt, so entsteht daher dort Grau, hier eine Mischfarbe, und die Lichtstärke der Mischung ist annähernd ebenso gross, als wenn das äussere Licht selbst unmittelbar gemischt worden wäre. Mittelst des Farbenkreisels lässt sich auch diejenige Zeitdauer bestimmen, während welcher die Netzhautreizung annähernd gleichmässig ist, wenn man diejenige Umlaufsgeschwindigkeit misst, bei welcher ein gleichmässiger Eindruck hervorgebracht wird. In den hierüber von Plateau, Lissajou, Helmholtz u. A. angestellten Versuchen wechselt diese Zeit zwischen $^1/_{50}$ und $^1/_{30}$ Sec. Dabei zeigt sich, dass dieselbe mit der Zunahme der Lichtstärke abnimmt. Hieraus folgt, dass die Netzhauterregung um so schneller an Intensität abnimmt, je stärker der Reiz ist. Dagegen nimmt die ganze Dauer der Erregung mit wachsendem Reize zu. Man kann sich hiervon überzeugen, wenn man momentane Lichtreize von verschiedener Intensität auf das Auge einwirken lässt. Die intensiveren Reize zeigen dabei immer eine längere Nachdauer.

Auf der Verschmelzung rasch sich folgender Eindrücke in eine continuirliche Empfindung beruht die in §. 217 erörterte Methode der Farbenmischung mittelst des Farbenkreisels. Eine eigenthümliche Complication des Farbenkreisels ist die stroboskopische Scheibe von Stampfer (und Plateau). Dieselbe besteht aus zwei gleichzeitig rotirenden Scheiben, von denen die hintere an ihrer Peripherie eine Anzahl von Figuren hat, welche eine Reihe von Momenten irgend einer periodisch wiederkehrenden Bewegung darstellen, während die vordere ebenso viele Oeffnungen hat, als Figuren auf der ersten Scheibe vorhanden sind. Wird der Apparat in Bewegung gesetzt, so scheinen die Figuren die Bewegung auszuführen, deren Orte dargestellt sind, ohne sich dabei von der Stelle zu bewegen.

Schon die Messungen von Plateau zeigten geringe Abweichungen von dem angenommenen Gesetz, wornach die Mischung der Empfindungen sich vollkommen gleich verhalte der Mischung der objectiven Lichteindrücke. Fick hat neuerdings gezeigt, dass diese Abweichungen einer bestimmten Regel folgen, indem bei mittleren Helligkeiten die intermittirende Beleuchtung stets im Uebergewicht ist über die dauernde; nach oben hin kommt man zu einer Grenze, wo die Helligkeit bei beiden Beleuchtungsweisen gleich ist, ausserdem aber scheint auch eine untere Grenze zu existiren, wo die dauernde Beleuchtung stärker wirkt als die intermittirende. Das Uebergewicht der intermittirenden Beleuchtung bei mittlerer Helligkeit kann man sich leicht nach Analogie der tetanischen Nervenreizung erklären: auch die Netzhaut wird durch die Lichtstösse, welche sie empfängt,

gleichsam tetanisirt, und indem ein zweiter Reiz sie trifft, ehe die Wirkung des ersten noch aufgehört hat, summiren sich beide Wirkungen (s. §. 191) *).

Die Nachwirkung der Netzhauterregung besteht theils in der schon erwähnten Nachdauer des Lichteindrucks, nachdem der Reiz zu wirken aufgehört hat, theils in einer Veränderung der Erregbarkeit, wodurch an den zuvor von Lichtreizen getroffenen Netzhautstellen sowohl die Intensität als die Qualität der Empfindung gegenüber neu einwirkendem Lichte verändert wird. Die unmittelbare Nachdauer des Lichteindrucks bezeichnet man als das positive Nachbild, die Veränderung der Erregbarkeit in der getroffenen Netzhautstelle als negatives Nachbild des Lichteindrucks. Beides sind durchaus verschiedenartige Erscheinungen, da das positive Nachbild noch mit zum Verlauf der Erregung gehört, während das negative Nachbild vielmehr als eine Ermüdungserscheinung aufzufassen ist.

Die positiven Nachbilder beobachtet man am deutlichsten, wenn man einen Lichteindruck von grosser Intensität auf die zuvor unermüdete Netzhaut eine sehr kurze Zeit einwirken lässt. Man verdecke z. B. dem Auge einen hellen Gegenstand, ziehe nun plötzlich die Hand weg, während das Auge den Gegenstand starr fixirt, um hierauf ebenso schnell das Auge wieder zu verdecken. Man sieht dann ein Nachbild, das dieselben Farben und anfangs auch dieselbe Lichtintensität besitzt wie das Object selber. Dieses Nachbild erlischt allmälig, indem die dunkleren Partieen desselben zuerst verschwinden, und wenn hinreichend Licht in das Auge fällt, so geht es hierbei in das negative Nachbild über. Ebenso erhält man das positive Nachbild, wenn man in dunkler Nacht einen Stern oder ein fernes Licht sehr kurze Zeit betrachtet und dann das Auge bewegt, man sieht dann die Bewegung, die das Nachbild mit dem Auge macht, in Form einer Lichtlinie.

Während das positive Nachbild um so länger dauert, je kurzdauernder der Lichteindruck ist, wächst umgekehrt die Dauer des negativen Nachbildes mit der Dauer des Lichteindrucks. Bedingung zu seiner Erzeugung ist ferner, dass man nicht, wie bei der Beobachtung des positiven Nachbilds, das Gesichtsfeld verdunkle, sondern dass man dasselbe, da ja das negative Nachbild auf einer Veränderung der Erregbarkeit gegenüber äusserm Lichte beruht, in einem von der Intensität des vorangegangenen Lichteindrucks abhängigen Masse erleuchtet. Je heller dieser war, um so heller muss auch nachher das Licht sein, bei dessen Erregung das Nachbild empfunden wird. Doch sind die Bedingungen am günstigsten, wenn dieses Licht etwas kleiner bleibt als die Lichtstärke des ursprünglichen Objectes. Man betrachte z. B. längere Zeit unver-

*) Plateau, Poggendorff's Annalen, Bd. 20, 27, 78, 79 u. 80. Helmholtz, physiol. Optik. Fick, Archiv f. Anatomie u. Physiologie, 1863.

wandt ein weisses Quadrat auf schwarzem Grunde und blicke dann mit dem Auge auf ein weisses Papier: man sieht nun das Nachbild als schwarzes Quadrat auf dem weissem Grunde. Auch hier beobachtet man, dass das Nachbild um so länger dauert, je lichtstärker das Object war. So verschwinden in dem angeführten Beispiel zuerst die Ränder des dunkeln Nachbildes, die von den Irradiationsrändern des Objectes herrühren; man kann also vermittelst des allmäligen Abblassens der Nachbilder Lichtstärken unterscheiden, die man bei unmittelbarer Betrachtung der Objecte nicht zu unterscheiden vermag. Dieselbe Beobachtung kann man in noch auffallenderer Weise an dem dunkeln Nachbild der Sonne machen.

War das Object weiss, so erscheint das negative Nachbild grau oder schwarz; war das Object aber farbig, so erscheint das Nachbild in den Complementärfarben. Zuweilen kann das negative Nachbild auch im dunkeln Gesichtsfelde erscheinen, ist dann aber bei weitem schwächer, es rührt hier ohne Zweifel von dem Eigenlicht der Netzhaut her. Am deutlichsten werden namentlich die farbigen Nachbilder dann, wenn sich die Objecte auf complementärem Grunde befinden, es wird in diesem Falle durch den Contrast der Lichteindrücke das Nachbild viel deutlicher und dauernder.

Die angeführten Erscheinungen erklären sich leicht aus dem Wesen des negativen Nachbildes als einer Ermüdungserscheinung. Hat z. B. auf eine begrenzte Stelle der Netzhaut längere Zeit weisses Licht eingewirkt, so ist nun diese Stelle ermüdet, wird also bei nachheriger Betrachtung einer ausgedehnten hellen Fläche weniger erregt als die benachbarten Netzhauttheile, und es erscheint somit ein dunkler Fleck auf der hellen Fläche, welcher genau der Ausdehnung der ermüdeten Stelle entspricht. Ebenso verhält es sich, wenn das Object farbig war. Ist eine Netzhautstelle für eine bestimmte Farbe ermüdet, so wird sie bei gleichmässiger Erleuchtung mit weissem Licht von den Strahlen der jener Farbe entsprechenden Schwingungsdauer weniger erregt, sie verhält sich also ganz so, als wenn sie vom Licht der complementären Farbe gereizt würde. Dass in der That auf diese Weise die Netzhaut bei länger dauernder Reizung ermüdet, kann man auch schon aus dem Schwächerwerden der Lichteindrücke schliessen, wenn dieselben längere Zeit einwirken: man beobachtet z. B., dass ein helles Object bei längerer Betrachtung an Helligkeit, ein farbiges Object an Entschiedenheit der Farbe verliert. Alle diese Erscheinungen erklären sich namentlich leicht bei Zugrundelegung der Young'schen Hypothese. Dagegen werden bei diesen Versuchen noch einige andere Erscheinungen beobachtet, welche zeigen, dass jene Hypothese noch einer weiteren Ausführung bedarf.

Es gehört hierher zunächst die Thatsache, dass nicht bloss farbige sondern auch weisse Objecte farbige Nachbilder geben, in denen dann

die Farben meistens in einer bestimmten Reihenfolge zu wechseln pflegen. Man nennt diese Erscheinung das farbige Abklingen der Nachbilder. Die gewöhnliche Farbenfolge, durch welche nach momentaner Anschauung eines weissen Objectes im dunkeln Gesichtsfelde das positive in das gewöhnliche negative Nachbild übergeht, ist nach den Beobachtungen von Fechner, Séguin und Aubert: Weiss, Blau, Violett, Roth. Lässt man während des Abklingens Licht ins Auge treten, so kommt im Allgemeinen das Nachbild in die späteren Stadien seiner Farbenentwicklung, es schreitet zurück, wenn man das Licht wieder schwächt. Nach Ablauf der obigen Farbenreihe hört im dunkeln Gesichtsfeld die Empfindung ganz auf, im hellen bleibt dann das graue negative Nachbild zurück. Lässt man das weisse Object länger einwirken, so dass die Netzhaut in höherem Grade ermüdet, so sieht man an demselben schon während der Betrachtung Farbenwandlungen. Das Object färbt sich nach Fechner zuerst gelb, dann bläulich, rothviolett und zuletzt roth. Wenn nach längerer Einwirkung von weissem Licht das Nachbild auf dunklem Grund beobachtet wird, so klingen die Farben nach Brücke in folgender Reihe ab: Grün, Blau, Violett, Roth. Fechner dagegen unterscheidet fünf Phasen: Weiss, Blau, Grün, Roth und Blau; auch hier führt Erhellung des Grundes die späteren Phasen herbei. Wenn man nicht weisses Licht sondern gesättigte Farben einwirken lässt, so stellt sich ebenfalls ein Abklingen ein, das jedoch viel einfacher ist: zuerst schwindet die vorherrschende Farbe, das Nachbild wird dadurch grau, und dann erst tritt die Complementärfarbe hervor, dazwischen liegen aber meist noch leisere Uebergangsfarben.

Die meisten dieser Erscheinungen, namentlich des farbigen Abklingens der Nachbilder weisser Objecte, erklären sich, wenn man mit Plateau annimmt, dass das Auge für die verschiedenen Farben in verschiedenem Grade ermüdet. Es genügt, diese Verschiedenheit der Ermüdung auf die drei Grundfarben, Roth, Grün und Violett, zu beschränken, wobei die Uebereinstimmung dieser Erscheinungen mit der Young'schen Theorie offen zu Tage liegt, indem es nach dieser leicht denkbar ist, dass die Erschöpfung bei den drei Classen von Endorganen mit verschiedener Geschwindigkeit geschieht. Die Stufenfolge ist hierbei nach den oben angeführten Beobachtungen offenbar eine solche, dass am frühesten die Empfindlichkeit für Grün, dann für Violett und zuletzt für Roth abgestumpft wird. Die Differenzen, die namentlich in Bezug auf die längere Bestrahlung der Netzhaut zwischen den Angaben einzelner Beobachter sich finden, mögen leicht auf individuelle Verschiedenheiten in dem Vorkommen der drei Arten von Endorganen, worauf die Erscheinungen der Farbenblindheit schon hinweisen, zurückzuführen sein.

In eigenthümlicher Weise kommt das farbige Abklingen der Nachbilder am Farbenkreisel zum Vorschein, wenn man dessen Scheibe aus schwarzen und weissen Sectoren zusammensetzt und ihn nicht in so

schnelle Bewegung versetzt, dass ein continuirlicher Eindruck entstehen kann. Es wird dann ein mit Farbenerscheinungen verbundenes Flimmern beobachtet. Immer tritt dabei am vorangehenden Rande eines jeden schwarzen Sectors eine röthliche, an dem hinterher folgenden eine bläuliche Färbung auf. Hieraus ist zu schliessen, dass auch das Maximum der Erregung von den verschiedenen Farben in einer verschiedenen Zeit erreicht wird, und zwar muss es für Roth am frühesten, für Grün am spätesten eintreten.

Aus der Combination der Erscheinungen des Abklingens von Nachbildern ruhender und bewegter Objecte lässt sich somit das durch die Fig. 106 dargestellte Gesetz für die Nachwirkungen der Erregung erschliessen. Findet bei e die Reizung statt, und beginnt die Erregung bei c, so wird der Verlauf der rothen Erregung durch die Curve c r r′, der Verlauf der violetten Erregung durch die Curve c v v′ und der Verlauf der grünen Erregung durch die Curve c g g′ dargestellt.

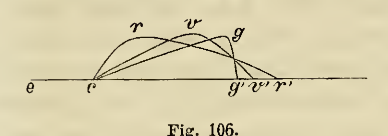


Fig. 106.

Die positiven sowohl wie die negativen Nachbilder sind schon seit langer Zeit beobachtet. Meistens wurden aber die negativen Nachbilder gleich den positiven auf eine selbständige Erregung der Netzhaut bezogen, so noch von Plateau und zum Theil auch von Brücke. Fechner stellte dagegen für die negativen Nachbilder die Ermüdungstheorie auf, der wir oben gefolgt sind; die Uebereinstimmung dieser Theorie mit der Young'schen Hypothese nebst den weiteren Folgerungen, die sich für den Erregungsverlauf der drei Arten von Endorganen ergeben, hat Helmholtz dargethan *).

§. 220. Die Contrasterscheinungen.

Unter den Contrasterscheinungen begreift man eine Anzahl von Veränderungen der Empfindung, welche durch die gleichzeitig und neben einander geschehende Einwirkung verschiedener Lichtabstufungen oder verschiedener Farben erzeugt werden. In engerem Sinne versteht man unter Contrast eine solche Veränderung der Empfindung, welche nicht in physischen Veränderungen der Netzhaut, sondern in einer Vergleichung der Lichteindrücke, somit in einem Urtheilsprocess ihren Grund hat.

Wir schliessen damit aus dem Gebiet der Contrasterscheinungen namentlich alle Nachbilderphänomene aus. Diese wirken häufig in gleichem Sinne wie der Contrast und können sich auch mit den Contrasterscheinungen vermengen. Im Allgemeinen unterschieden sie sich aber von dem eigentlichen Contraste immer dadurch, dass bei ihnen eine und dieselbe Stelle der Netzhaut successiv von verschiedenen Lichtstärken oder von verschiedenen Farben erregt wird. Man hat desshalb diese Erscheinungen auch als successiven Contrast bezeichnet, während man den Contrast, der aus der Vergleichung gleichzeitig neben einander

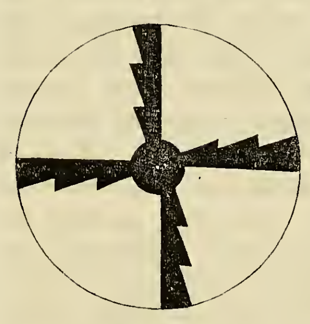
*) Plateau, Poggendorff's Annalen Bd. 23. Fechner, ebend. Bd. 44. Aubert, Moleschott's Untersuchungen Bd. 4 u. 5, und Physiologie der Netzhaut, 2. Heft. Helmholtz, physiolog. Optik.

bestehender und also verschiedene Netzhautstellen treffender Eindrücke hervorgeht, simultanen Contrast nennt. Ein successiver Contrast ist es z. B., wenn eine zuvor mit grünem Licht beleuchtete Netzhautstelle von rothem Lichte getroffen wird, letzteres erscheint dann viel gesättigter roth, als wenn es ohne vorherige Veränderung der Netzhaut gesehen worden wäre Hier beruht aber die Veränderung der Empfindung hauptsächlich auf der Ermüdung der grünen Endorgane, durch die an und für sich schon bei Reizung mit äusserem Licht ein rothes Nachbild entstanden wäre. Auf demselben Grunde beruht es, dass bei anhaltender Fixation zweier neben einander liegender Farben der Gegensatz allmälig verschwindet: hier wirkt jede Farbe auf die entsprechenden Endorgane ermüdend, wenn aber diese abgestumpft sind, so kann auch der Farbenunterschied nicht mehr deutlich aufgefasst werden. Dabei zeigt sich aber doch insofern das Urtheil von Einfluss, als gewöhnlich die eine Farbe mehr verändert erscheint als die andere, welche letztere wir gleichsam zum Vergleichungsmassstabe nehmen. Wenn wir z. B. einen weissen Fleck auf rothem Grunde lange Zeit fixiren, so urtheilen wir, dass das Weiss allmälig roth werde. Brücke hat alle diese Wechselwirkungen der Farbeneindrücke unter dem Namen der Farbeninduction zusammengefasst, diejenige Farbe, welche als die vorzugsweise veränderte erscheint, hat er die inducirte, die andere die inducirende Farbe genannt.

Folgende Versuche geben über die wichtigsten Contrasterscheinungen Aufschluss. Man lege ein graues Papierstückchen auf rothen Grund, das graue Papier erscheint dann grünlich gefärbt. Noch viel deutlicher tritt, wie H. Meyer gefunden hat, die Färbung auf, wenn man das Ganze mit durchscheinendem Briefpapier bedeckt. In ähnlicher Weise bewirkt jede farbige Erleuchtung des ganzen Gesichtsfeldes, dass ein kleineres Feld mit weissem Licht in der Complementärfarbe erscheint. Zugleich lässt sich bei diesem Versuch sehr deutlich nachweisen, dass der Contrast auf einem vergleichenden Urtheil beruht. Hält man nämlich das von dem Briefpapier bedeckte farbige Papier in einige Entfernung vom Auge, und nähert man dem grün erscheinenden contrastirenden Fleck ein weisses Papier, so wird plötzlich jener Fleck ebenfalls weiss. Offenbar erklärt sich diese Erscheinung folgendermassen. Das Briefpapier erscheint wegen des durchscheindenden rothen Grundes gleichmässig röthlich mit Ausnahme der Stelle, wo das graue Stückchen unterliegt. Hier ist es in Wirklichkeit weiss oder hellgrau. Man stellt sich daher vor, unter dem röthlichen Briefpapier liege ein Object, dessen Farbe, wenn sie sich mit dem röthlichen Farbenton mischt, den nämlichen Eindruck wie sonst weisses Licht macht. Diese Farbe kann aber nur grün sein, da Grau und Roth zusammen Weiss geben. Sobald aber nun ein weisses Papier daneben gehalten wird, ist die Möglichkeit gegeben, die Eindrücke zu vergleichen; diese Vergleichung stellt die Uebereinstimmung beider fest, und es geht so das scheinbare Grün in Weiss über. Ein auffallendes Beispiel von Contrast sind ferner die so genannten farbigen Schatten. Stellt man bei Tageslicht eine Kerze auf, deren Licht röthlich ist, und lässt diese Kerze einen Schatten auf ein weisses Papier werfen, so sollte dieser Schatten rein grau erscheinen, da sein Licht bloss vom Tageslicht

herrührt; er sieht aber bläulich aus. Offenbar ist hier die Vergleichung mit der umgebenden röthlichen Kerzenbeleuchtung die Ursache. Diese Beleuchtung halten wir für weiss, weil wir gewohnt sind, das diffuse Licht als weiss zu beurtheilen. Wenn aber unser Urtheil derart alterirt ist, dass wir röthliches Licht für weiss halten, so müssen wir solches Licht, das in Wirklichkeit weiss ist, für blaugrün halten. Erzeugt man daher den Schatten erst, nachdem man die Vergleichung mit dem umgebenden Kerzenlicht dadurch unmöglich gemacht hat, dass man auf die Stelle des Schattens durch eine innen geschwärzte Röhre blickt, so bleibt nach Fechner's Beobachtung diese Stelle unverändert grau; blickt man dagegen auf dieselbe erst durch die Röhre, nachdem man sich zuvor das Urtheil ihrer blauen Farbe festgestellt hat, so bleibt sie umgekehrt unverändert blau, auch wenn man das Kerzenlicht wieder hinwegnimmt.

Sehr schön lassen sich die Farbencontraste auch mittelst des Farbenkreisels erzeugen. Man nehme eine weisse Scheibe mit vier grünen Sectoren, die ungefähr in der Mitte durch kleine schwarze Segmente unterbrochen sind. Bei rascher Rotation bekommt man eine hellgrüne Fläche mit einem röthlichen (nicht grauen) Ring. Contraste der Lichtintensität bekommt man bei der in Fig. 107 dargestellten Form des Versuchs. Hier sollten beim Umdrehen concentrische graue Ringe entstehen, die nach aussen an Helligkeit abnehmen, von denen aber jeder, da in ihm die Winkelbreite der schwarzen Flächenstücke constant ist, auch constante Helligkeit besässe. Dies ist jedoch nicht der Fall, sondern jeder Ring erscheint nach innen zu, wo sich der nächste dunklere anschliesst, heller, und nach aussen zu, wo sich der nächste hellere anschliesst, dunkler.


Fig. 107.

Die richtige Erklärung der Contrasterscheinungen, die man früher bald mit den Nachbildern zusammengeworfen bald auf eigenthümliche Wechselwirkungen der Netzhautreizung bezogen hatte (Plateau), wurde zuerst von Fechner angebahnt, der in vielen Fällen den Einfluss des Urtheils nachwies. Diese psychologische Erklärung dehnte Helmholtz auf den simultanen Contrast überhaupt aus und schied zugleich schärfer als bisher davon die Erscheinungen des successiven Contrastes und der sonstigen Farbeninduction *).

C. Verarbeitung der Gesichtsempfindungen zu Vorstellungen.

§. 221. Physiologische Hülfsmittel zur Erzeugung der Gesichtsvorstellungen.

Das Auge bedarf zu seiner räumlichen Wahrnehmung zweier Hülfsmittel: eines Localzeichens der Empfindung und der mit den Beweg-

---

*) Fechner, Poggendorff's Annalen, Bd. 44 u. 50. Brücke, ebend. Bd. 84. H. Meyer, ebend. Bd. 95. Helmholtz, physiologische Optik.

ungen des Auges verbundenen gesetzmässig abgestuften Bewegungsempfindungen.

Das Localzeichen der Gesichtsempfindung besteht in einer von Netzhautpunkt zu Netzhautpunkt sich verändernden Beschaffenheit der Empfindungsqualität. Diese Veränderung kommt im Auge wahrscheinlich dadurch zu Stande, dass die einzelnen Endorgane auf den verschiedenen Netzhauttheilen in verschiedenen Mengeverhältnissen gemischt sind. Nachgewiesen ist bis jetzt, dass die Menge der rothempfindenden Endorgane im Verhältniss zu den grün- und violettempfindenden vom Centrum gegen die Seitentheile der Netzhaut hin abnimmt. An den äussersten Grenzen des Sehfeldes erscheint daher rothes Licht grau, gelbes grün, grünes bläulich, und bloss die brechbarsten, blauen und violetten Strahlen werden ziemlich in der richtigen Farbe gesehen.

Die Veränderung der Farbenempfindung auf den Seitentheilen der Netzhaut ist schon von Purkinje beobachtet und neuerdings mittelst einer sorgfältigeren Methode von Schelske studirt worden. Der Letztere schloss alles sonstige Licht aus, indem er den Kopf in einen dunkeln Kasten brachte, an welchem sich seitlich eine geschwärzte Papprӧhre befand, die gegen die rotirende Scheibe des Farbenkreisels gerichtet war. Es konnten so mit beliebigen Seitentheilen der Netzhaut Farbennüançen mit einander verglichen werden, die nach einander oder neben einander am Farbenkreisel hervorgebracht wurden. Auch den Effect der Spectralfarben hat Schelske nach einer ähnlichen Methode beobachtet. Alle diese Versuche geben nur an ziemlich weit von einander entfernten Netzhautstellen, und so lange keine Ermüdung eingetreten ist, augenfällige Resultate. Ebenso ist es für dieselben wesentlich, dass die übrige Netzhaut nicht erleuchtet ist, da wir im letztern Fall leicht die Empfindung der Seitentheile nach der Empfindung des Netzhautcentrums beurtheilen. Solches findet beim gewöhnlichen Sehen statt, wo wir ja bekanntlich von jenen Verschiedenheiten der Empfindung auf den Seitentheilen der Netzhaut nichts bemerken. Auf die muthmassliche Wichtigkeit der localen Färbung der Netzhautempfindungen für die Gesichtswahrnehmungen habe ich zuerst aufmerksam gemacht. Es liegt nahe, gegen diese Annahme einen Einwand zu erheben. Man kann nämlich sagen, die Localzeichen der einzelnen Netzhautpunkte könnten nicht wohl durch solche Empfindungsdifferenzen sich unterscheiden, wie sie auch durch die Verschiedenheit der äussern Lichteindrücke bedingt werden, man müsse also Localzeichen unbekannter Art voraussetzen, auf deren Vorhandensein wir eben nur aus der Fähigkeit der räumlichen Wahrnehmung schliessen. Es versteht sich von selbst, dass diese Annahme direct nie beweisbarer Localzeichen auch nie direct widerlegbar ist. Dagegen kann ich den Einwand, die aufgefundenen Unterschiede in der localen Färbung der Empfindungen seien zur Erklärung ungenügend, nicht als stichhaltig anerkennen. Denn denken wir uns, es bilde sich ein und derselbe leuchtende Punkt nach einander auf verschiedenen Netzhautstellen ab, so wird die Verschiedenheit der stattfindenden Empfindungen ein Mass der Bewegung des leuchtenden Punktes, also des durchmessenen Raumes sein, sobald irgend andere Momente existiren, welche uns nöthigen, beidemal die Empfindung auf den nämlichen äusseren Reiz zurückzuführen. Solche Momente könnten z. B. sein: der Zusammenhang der Veränderungen in der localen Färbung mit den Bewegungen und Bewegungsempfindungen, die Möglichkeit jeden Augenblick den äusseren Eindruck mit Netzhautstellen von anderer localer Empfindungsbe-

schaffenheit aufzufassen, die hierbei geschehende continuirliche Veränderung der Empfindung, u. s. f. Kurz, es sind so viele Anhaltspunkte gegeben, um den nachweisbaren localen Empfindungsverschiedenheiten die Function von Localzeichen möglich zu machen, dass es unnöthig scheint, daneben noch andere Empfindungsverschiedenheiten anzunehmen, die nicht nachweisbar sind *).

Die Bewegungen des Auges können als Bewegungen einer Kugel um ihren festen Mittelpunkt betrachtet werden. Sie werden durch die in §. 207 beschriebenen sechs Augenmuskeln, die vier geraden und die zwei schrägen, bewerkstelligt. Im Allgemeinen ist zu den Bewegungen nach aussen und innen nur die Wirkung eines einzigen dieser Muskeln, des äussern oder innern geraden, erforderlich; bei den Bewegungen nach oben und unten sind dagegen je zwei Muskeln betheiligt, bei der Bewegung nach oben der obere gerade und untere schiefe, bei der Bewegung nach unten der untere gerade und obere schiefe; endlich zu den schrägen Bewegungen, nach oben und aussen, oben und innen, unten und aussen, unten und innen, sind immer je drei Muskeln erforderlich, indem sich hierbei die Muskelwirkung nach oben oder unten mit der Muskelwirkung nach aussen oder innen combiniren muss, so dass also z. B. bei der Bewegung nach aussen und oben der obere gerade, untere schiefe und äussere gerade Muskel thätig sind, u. s. f. Man kann sich nun zum leichteren Verständniss des Effectes dieser combinirten Muskelwirkungen jede derselben in ihre Einzelwirkungen zerlegt denken, indem man sich vorstellt, dass das Auge durch die successive, statt durch die gleichzeitige Thätigkeit der zusammenwirkenden Muskeln in seine neue Stellung übergegangen sei. Es bewegen, wenn das Auge gerade nach vorn blickt, der äussere und innere gerade Muskel dasselbe ziemlich genau um seine verticale Axe, dagegen wird es durch den oberen und unteren geraden Muskel, der Lage derselben entsprechend (vergl. Fig. 83), um eine Axe bewegt, die von der horizontalen Axe etwas abweicht, die beiden schiefen Muskeln endlich drehen es um eine Axe, die ziemlich nahe der Gesichtslinie liegt. In Fig. 108 sind diese Drehungsaxen für das rechte Auge auf seinen horizontalen Durchschnitt projicirt, a b ist die Augenaxe, s s′ die von der Augenaxe etwas nach innen abweichende Gesichtslinie, r r′ ist die Drehungsaxe für den oberen und unteren geraden, o o′ die Drehungsaxe für die beiden schiefen Muskeln. (In Fig. 83 sind die gleichen Drehungsaxen für das linke Auge durch unterbrochene Linien angedeutet.) Auf dem Drehpunkt e steht die Drehungsaxe des äussern und innern geraden Mus-

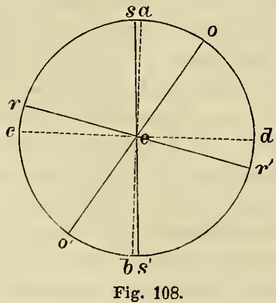


Fig. 108.

*) Purkinje, Beobachtungen und Versuche, Bd. 2. Wundt, Beiträge zur Theorie d. Sinnesw., 3. Abh. Schelske, Archiv f. Ophthalmologie.

kels senkrecht. Man ersieht aus dieser Zerlegung der Bewegung sogleich, dass, wenn das Auge auf diese Weise bewegt worden ist, nicht nur die Gesichtslinie diejenige Stellung einnimmt, in die wir sie durch unsern Willen bringen, sondern dass ausserdem die ganze Augenkugel in der neuen Stellung zur Gesichtslinie anders orientirt ist als vorher. Man kann sich daher auch jede Bewegung um drei im Auge unveränderliche, mit ihm bewegliche Axen zu Stande gekommen denken: man kann nämlich zuerst die Gesichtslinie durch Drehung um die horizontale Axe cd und um die auf e senkrechte verticale Axe in ihre neue Stellung überführen und dann dem Auge durch Drehung um die Gesichtslinie die in dieser Stellung vorhandene Orientirung geben. Man bezeichnet denjenigen Winkel, um welchen so das Auge im Vergleich mit einer beliebig gewählten Ausgangsstellung um seine Gesichtslinie gedreht ist, als Raddrehungswinkel.

Nach Voraussendung dieser aus der Vertheilung der Muskeln am Augapfel sich ergebenden Folgerungen lassen sich nun die Gesetze für die wirklichen Bewegungen des Auges in folgende Sätze zusammenfassen: 1) Jeder Stellung der Gesichtslinie entspricht eine ganz bestimmte Orientirung des Auges, auf welchen Umwegen wir auch etwa die Gesichtslinie in ihre Stellung geführt haben mögen; unserm Willen ist also nur freigegeben, die Gesichtslinie auf irgend einen Punkt einzustellen, die Orientirung des Auges in Bezug auf die Gesichtslinie liegt aber nicht in unserm Willen, und sie ist für jede Stellung derselben constant. 2) Die Bewegungen des Auges erfolgen so, dass das Auge von einer bestimmten Anfangsstellung, die man als Primärstellung bezeichnet, ausgehend immer gleich orientirt bleibt, indem es von der Primärstellung aus in jede neue Stellung (Secundärstellung) durch Drehung um eine feste, auf der ersten und zweiten Richtung der Gesichtslinie senkrechte Axe gelangt. Wenn somit das Auge aus der Primärstellung in eine Secundärstellung übergeht, so behält jede durch die Gesichtslinie gelegte Meridianebene in der zweiten Stellung dieselbe Lage, die sie in der ersten Stellung gehabt hatte. Im normalen Auge liegt die Primärstellung gewöhnlich in der Mitte des Umkreises, welchen die Gesichtslinie überhaupt durchlaufen kann, sie ist gerade nach vorn, entweder ziemlich horizontal oder etwas nach unten gerichtet. 3) Die Anordnung der Muskeln des Auges ist eine solche, dass bei dem angeführten Gesetz der Bewegungen die Anstrengung der Augenmuskeln kleiner ist, als sie bei jeder andern erheblich davon abweichenden Bewegungsweise sein würde. Zugleich werden durch diese Muskelanordnung die Convergenzbewegungen der Gesichtslinien beider Augen, namentlich die Convergenzbewegungen nach unten, als die mit der geringsten Anstrengung ausführbaren Bewegungen, besonders begünstigt.

Wenn wir das Auge als eine um ihren Mittelpunkt drehbare Kugel betrachten, so ist dies nicht vollkommen richtig, da das Auge, wie aus der anatomi-

schen Beschreibung desselben (§. 207) hervorgeht, nicht unbeträchtlich von der Kugelgestalt abweicht. Der Drehpunkt liegt daher auch nicht vollkommen in der Mitte der Gesichtslinie, sondern nach den Messungen von Donders und Doijer etwa $1^3/_4$ Mm. hinter dieser Mitte. Bei Kurzsichtigen liegt der Drehpunkt mehr nach hinten, bei Weitsichtigen mehr nach vorn als im normalsichtigen Auge. Es hängt dies damit zusammen, dass die Augenaxe des kurzsichtigen Auges verlängert, des weitsichtigen Auges verkürzt zu sein pflegt. Donders bestimmte die Lage des Drehpunktes, indem er zuerst die Hornhautsehne (den horizontalen Durchmesser der Hornhaut) und dann den Winkel mass, um welchen das Auge gedreht werden musste, wenn zuerst das eine und dann das andere Ende der Hornhautsehne mit einem äusseren Visirpunkt zusammenfallen sollte. Nun ist offenbar die Hornhautsehne die Basis und jener Drehungswinkel der ihr gegenüberliegende Winkel eines gleichschenkligen Dreiecks, dessen Höhe hieraus leicht sich berechnen lässt. Addirt man zu dieser Höhe den senkrechten Abstand des Hornhautscheitels von der Hornhautsehne, so hat man damit die Entfernung des Drehpunktes vom Hornhautscheitel bestimmt. Immerhin kann jedoch für die meisten Untersuchungen über Augenbewegung mit ausreichender Genauigkeit das Auge als eine Kugel und deren Mittelpunkt als der Drehpunkt betrachtet werden.

Von der verschiedenen Orientirung des Auges bei wechselnder Stellung der Gesichtslinie kann man sich überzeugen, indem man in der gerade nach vorn gerichteten Augenstellung durch längeres Betrachten einer verticalen Lichtlinie (z. B. eines verticalen farbigen Streifens auf complementärem Grunde) ein negatives Nachbild erzeugt, dann das Auge in verschiedene Stellungen überführt, in deren jeder man das Nachbild auf ein senkrecht zur Richtung der Gesichtslinie gehaltenes weisses oder graues Papier projicirt. Man beobachtet so, dass das Nachbild nicht vertical bleibt, sondern mehr oder minder grosse Winkel mit der Verticalen einschliesst. Wenn man den Versuch in der geeigneten Weise anstellt, so lassen sich diese Raddrehungswinkel mit ziemlicher Genauigkeit messen. Ich habe nach dieser Methode zahlreiche Messungen über die Grösse des Raddrehungswinkels bei verschiedenen Stellungen der Gesichtslinie ausgeführt; Fick und Meissner haben zu diesem Zweck in ähnlicher Weise die Lageänderungen des blinden Flecks benützt.

Das erste der oben aufgestellten Gesetze der Augenbewegungen, welches wir als das Gesetz der constanten Orientirung bezeichnen wollen, ist von Donders gefunden und von allen späteren Beobachtern bestätigt worden. Das zweite, welches wir das Gesetz der besten Orientirung nennen können, ist zuerst von Listing, aber ohne experimentelle Begründung, aufgestellt worden; die Versuche von Meissner, Fick und mir schienen demselben zu widersprechen. Helmholtz hat dagegen ein einfaches Verfahren angegeben, mittelst dessen sich an jedem Auge die Giltigkeit des Listing'schen Gesetzes für alle nicht allzu umfangreichen Drehungen nachweisen lässt. Auf einem mit hellgrauem Papier überzogenen Zeichenbrett (Fig. 109) ist ein Gitter von verticalen und horizontalen Linien gezogen. Längs der Mitte der mittleren Verticallinie ist ein schmaler grüner Streifen aa auf einem etwas breiteren rothen Streifen cc angebracht. In der Mitte des grünen Streifens bezeichnet ein kleines schwarzes Kreuz f den Fixationspunkt, und es ist ein Spiegelchen unter den rothen Streifen geschoben, das durch einen Ausschnitt des letzteren (bb) hervorblickt. Es werden nun Kopf und Auge durch Probiren in eine solche Stellung gebracht, dass, wenn

das Auge von f aus sich zur Seite oder auf- und abwärts bewegt, das Nachbild immer eine der verticalen Linien deckt, ohne mit denselben einen Winkel einzuschliessen. Wird das Auge in dieser Stellung fixirt, so ergibt sich, dass, wenn man das Zeichenbrett irgendwie dreht, und dadurch ein geneigtes Nachbild hervorruft, dieses ebenfalls bei allen Bewegungen des Auges seiner ursprünglichen Lage parallel bleibt. Das Spiegelchen in der Mitte des Bretts dient bei diesen Versuchen dazu, sich von der Constanz der Kopfhaltung zu überzeugen. Zu diesem Zweck ist zunächst die Lage des Auges im Kopf durch ein Gesichtszeichen fixirt, das an einem mit den Zähnen gehaltenen Brettchen befestigt wird. Wenn dann der Beobachter in der Ausgangsstellung das Bild seiner eigenen Iris und Sclera in dem Spiegelchen erblickt, so muss dies, wenn er aus beliebigen Secundärstellungen zur Fixation des Gesichtszeichens zurückkehrt, gleichfalls wieder eintreten. Helmholtz hat ferner meine Beobachtungen über die Grösse des Raddrehungswinkels in verschiedenen Augenstellungen berechnet und gefunden, dass dieselben ebenfalls annähernd mit dem Listing'schen Princip übereinstimmen. Nur ist es hier nicht genau die Gesichtslinie selber, um welche beim Uebergang aus der Primärstellung in Secundärstellungen keine Raddrehung stattfindet, sondern es findet sich in meinem Auge (wahrscheinlich ebenso in den Augen mehrerer anderer Beobachter) eine kleine Differenz zwischen der atropen Linie und der Gesichtslinie, indem die erstere etwa um 3⁰ von der letzteren abweicht, und ungefähr mit der Augenaxe zusammenfällt. Dieses zweite Gesetz der Augenbewegungen hat nur Gültigkeit, so lange das Auge nicht in ziemlich excentrische Stellungen übergeht. Dass es in den letztern zu gelten aufhört, geht nicht bloss aus den hier eintretenden Abweichungen der Augenstellung sondern auch aus der directen Beobachtung des Weges, welchen die Gesichtslinie zurücklegt, hervor. Wenn man nämlich nach den früher angegebenen Methoden auf dem gelbem Fleck ein möglichst punktförmiges positives Nachbild erzeugt und im dunkeln Gesichtsfeld den Weg dieses Nachbildes beobachtet, so erscheint dieser Weg immer als ein Bogen, nie als eine gerade Linie, wie dies sein müsste, wenn die Drehung des Auges um eine feste, auf der ersten und zweiten Stellung der Gesichtslinie senkrechte Axe erfolgte *).

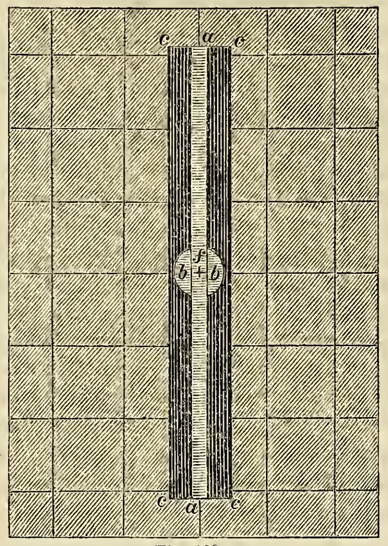


Fig. 109.

Das dritte der obigen Gesetze, das Gesetz der kleinsten Muskelanstrengung, ist zuerst von Fick vermuthungsweise aufgestellt worden, seine eigenen Versuche schienen demselben zu widersprechen; ich habe dagegen gezeigt, dass die Resultate der Beobachtungen mit diesem Gesetz übereinstimmen, wenn man die durch die Verhältnisse gerechtfertigte Voraussetzung macht, dass die Bewegungen des Augapfels an den sich an ihm ansetzenden Muskeln den hauptsächlichsten Widerstand finden, so dass alle übrigen Widerstände der Be-

*) Wundt, Beitr. zur Theorie der Sinneswahrn. 3. Abh.

wegung dagegen verschwinden. In diesem Fall lässt sich nämlich darthun, dass die geringste Muskelanstrengung für jede Bewegung der Gesichtslinie dann vorhanden ist, wenn die Summe der Quadrate aller Verlängerungen und Verkürzungen der Augenmuskeln ein Minimum wird. Dass der Augapfel vorzugsweise auf die Convergenzbewegungen eingerichtet ist, erklärt sich allein aus diesem dritten Gesetz. Es lässt sich nämlich aus der Anordnung der Augenmuskeln erweisen, dass die Einwärtsbewegungen der Gesichtslinie eine weit geringere Muskelanstrengung verlangen als die Auswärtsbewegungen derselben, und unter den ersteren ist wieder die Convergenz nach innen und unten die günstigste. Hieraus erklärt sich die längst bekannte Thatsache, dass jede Convergenz sich verstärkt, wenn man das Auge nach unten bewegt, und sich verringert, wenn man dasselbe nach oben richtet. Es ist mir möglich gewesen, für das Princip der kleinsten Muskelanstrengung einen directen Beweis durch die Construction eines künstlichen Augenmuskelsystems zu liefern, an welchem die Widerstandskräfte der Muskeln durch gespannte elastische Federn dargestellt sind, und welches sich nach den nämlichen Gesetzen bewegt wie das wirkliche Auge. Es versteht sich von selbst, dass das Princip der kleinsten Muskelanstrengung mit dem Princip der besten Orientirung in keinerlei Widerspruch steht, beide zusammen geben erst den Leistungen des Bewegungsapparates ihre Vollkommenheit*).

§. 222. Das einfache und das gemeinsame Sehfeld.

Als einfaches Sehfeld bezeichnen wir den Inbegriff der Punkte des Raumes, die von einem einzigen Auge gleichzeitig gesehen werden können. Gemeinsames Sehfeld nennen wir dagegen den Inbegriff derjenigen Punkte, die für beide Augen zusammen gleichzeitig sichtbar sind. Das letztere lässt sich auch als Gesichtsfeld dem ersteren als dem Sehfeld im engeren Sinne gegenüberstellen.

Das Sehfeld des einzelnen Auges kann man sich vorstellen als Theil einer innern Kugeloberfläche, deren Mittelpunkt der Kreuzungspunkt der Visirlinien ist. Indem man die Seitentheile des Sehfeldes, in welchen eine deutliche Perception doch nicht möglich ist, vernachlässigt und bloss die Mitte desselben berücksichtigt, kann man, da ein kleiner Theil einer grössern Kugelfläche sich wenig von einer die Kugel tangirenden Ebene unterscheidet, das einfache Sehfeld auch als eine auf der Gesichtslinie senkrecht stehende Ebene auffassen. Diese Ebene hat eine kreisförmige oder querovale Begrenzung, d. h. die äussersten noch eben sichtbaren Punkte des Sehfeldes sind entweder sämmtlich gleich weit vom Mittelpunkt, oder sie sind in horizontaler Richtung weiter als in verticaler entfernt. Den Mittelpunkt selbst nennen wir den Fixationspunkt oder Blickpunkt.

---

*) Donders, holländische Beiträge, Bd. 1. Meissner, Archiv f. Ophthalmologie, Bd. 1 und Zeitschr. f. rat. Med., Bd. 8. Fick, Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 4 u. Moleschotts Untersuchungen Bd. 5. Wundt, Archiv f. Ophthalmologie, Bd. 8. Helmholtz, ebend. Bd. 9. Donders und Doijer, Archiv für die holländischen Beiträge, Bd. 3.

Das Auge verlegt die auf seiner Netzhaut entworfenen Bilder so in sein Sehfeld, dass jedem einzelnen Netzhautpunkt ein bestimmter Punkt des Sehfeldes entspricht, der sich dadurch ermitteln lässt, dass man von dem betreffenden Netzhautpunkt aus durch den Kreuzungspunkt der Visirlinien eine gerade Linie zieht. Der Ort, wo diese Visirlinie das Sehfeld trifft, ist der Ort des gesehenen Punktes. Es ergibt sich hieraus, dass die auf der Netzhaut verkehrt entworfenen Bilder der Objecte wieder aufrecht in das Sehfeld projicirt werden.

Die Verlegung der Netzhauteindrücke in der ihnen zukommenden Ordnung in das Sehfeld geschieht durch das Zusammenwirken der Localzeichen der Netzhautempfindungen und der mit den Bewegungen des Auges verbundenen Bewegungsempfindungen. Wenn wir das Auge bewegen, so bewegt sich auch das Bild eines jeden gesehenen Punktes auf unserer Netzhaut, und es verändern sich damit in bestimmter Weise die Localzeichen der Netzhautempfindungen. Zwischen dieser Veränderung der Localzeichen und dem Grad der Bewegungsempfindungen muss sich nun eine feste Wechselbeziehung herstellen, da jede Bewegung von einer gewissen Grösse und Richtung auch immer wieder dieselbe Veränderung in der localen Färbung der Empfindungen hervorruft. Dadurch geschieht es, dass die bloss qualitativ verschiedenen Localzeichen auch quantitativ geordnet werden, aber nach einem Masse, das nicht in den Netzhautempfindungen selber sondern in andern Empfindungen gelegen ist. Die räumliche Reconstruction des Netzhautbildes im Sehfeld geschieht somit, um es kurz auszudrücken, durch eine Einordnung der qualitativ abgestuften Localzeichen in ein System intensiv abgestufter Bewegungsempfindungen.

Bis in die neueste Zeit ist unter den Physiologen die Ansicht herrschend gewesen, dass die Erzeugung eines Bildes auf der Netzhaut auch die räumliche Perception desselben an und für sich schon in sich schliesse. Zwar hatte von philosophischer Seite Lotze es bereits ausgesprochen, dass das räumliche Sehen nur auf dem Weg einer psychologischen Reconstruction des Räumlichen zu Stande kommen könne, und dass mit dem Netzhautbild an sich nichts erklärt sei, aber da die physiologischen Momente fehlten, um jene Reconstruction des Räumlichen beim Sehacte näher nachzuweisen, so ist Lotze's Kritik von den Physiologen theils nicht verstanden theils nicht berücksichtigt worden. Ich habe zuerst darauf hingewiesen, dass die (durch Purkinje gefundene) locale Färbung der Netzhautempfindungen und die Bewegungsempfindungen zusammenwirkend das räumliche Sehen erzeugen. Für den hier angenommenen Einfluss der Bewegungsempfindungen des Augapfels habe ich folgende Beweismittel beigebracht: 1) Verticale Linien erscheinen uns grösser als gleich grosse horizontale, und zwar ungefähr in dem Verhältniss von 4,8 : 4, dies entspricht aber genau dem durch die Anordnung der Muskeln bedingten Verhältniss der bewegenden Kräfte bei verticaler und horizontaler Bewegung *). 2) Die Längen zweier

*) Diese Verschiedenheit verticaler und horizontaler Distanzen hat nichts gemein mit der von Fick ermittelten Thatsache, mit der sie indessen ver-

horizontaler Linien können eben noch unterschieden werden, wenn man die eine etwa um $^1/_{50}$ grösser oder kleiner macht als die andere. Ebenso beträgt aber der Bewegungszuwachs, der zu einer vorhandenen Bewegung des Auges hinzutreten muss, damit er eben noch wahrgenommen werde, etwa $^1/_{50}$ dieser Bewegung. Sowohl für die Wahrnehmung von Bewegungsunterschieden als für die Wahrnehmung von Distanzunterschieden gilt also das phychophysische Gesetz, und zwar gilt für beide die nämliche Unterschiedszahl. 3) Die kleinste absolute Entfernung und die kleinste Bewegung des Auges, welche wir eben noch wahrnehmen können, stimmen mit einander überein. Jene kleinste Entfernung beträgt nach §. 214 etwa 1 Winkelminute, die kleinste Bewegung beträgt im günstigsten Fall, wenn nämlich das Auge von der Ruhestellung mit gerade nach vorn gerichteter Gesichtslinie ausgeht, ebenso viel. Hierzu kommt endlich 4) die von v. Gräfe gemachte und durch viele Augenärzte bestätigte Beobachtung, dass das ganze Sehfeld sich verschiebt bei theilweiser Lähmung eines Augenmuskels. So erscheinen z. B. bei theilweiser Lähmung des musc. abducens alle Gegenstände weiter nach aussen liegend, als sie wirklich sind. Da zur Hervorbringung einer gleich grossen Bewegung eine stärkere Muskelanstrengung erforderlich ist, so erscheint der zurückgelegte Weg selber vergrössert *).

Das gemeinsame Sehfeld kann man als Theil einer Kugelfläche betrachten, deren Mittelpunkt genau in der Mitte der Verbindungslinie der beiden Kreuzungspunkte der Visirlinien (also in der Mitte zwischen den Mittelpunkten der einfachen Sehfelder) gelegen ist. Nach oben und unten reicht das gemeinsame Sehfeld genau ebenso weit wie die Sehfelder eines jeden einzelnen Auges, während auf der rechten Seite der äussere Theil des rechten, auf der linken Seite der äussere Theil des linken Sehfelds über das gemeinsame Sehfeld hinausragt, ähnlich wie dies in der Fig. 110 dargestellt ist, in welcher der Kreis R das rechte, der Kreis L das linke und der beiden Kreisen zugehörige Raum M das gemeinsame Sehfeld bedeutet. Es liegen somit nicht alle Objecte, die wir, wenn beide Augen geöffnet sind, sehen, im gemeinsamen Sehfeld, sondern die am weitesten nach rechts gelegenen Objecte werden nur vom Sehfeld des rechten, die am weitesten nach links gelegenen Objecte nur vom Sehfeld des linken Auges wahrgenommen. Bei den Thieren rücken, je mehr die Augen seitlich gestellt sind, die einfachen Sehfelder immer weiter aus einander, der gemeinsame Theil derselben wird immer kleiner, bis er endlich ganz verschwindet.

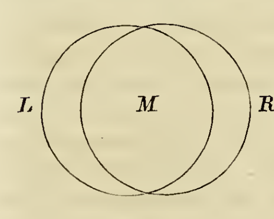


Fig. 110.

wechselt worden ist, dass das Auge je nach seiner Accomodation abwechselnd den verticalen oder horizontalen Durchmesser eines kleines Quadrats grösser sehen kann (vergl. §. 211), doch ist es möglich, dass dadurch in Fick's Untersuchungen das Resultat zu Gunsten der verticalen Accomodation beeinflusst wurde.

*) Wundt, Beiträge zur Theorie der Sinneswahrnehmung, 3. Abh., und Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele, 1. Bd., 14.—17. Vorl.

Solche Netzhautpunkte in beiden Augen, deren Erregung an eine und dieselbe Stelle im gemeinsamen Sehfeld verlegt wird, bezeichnen wir als correspondirende Punkte. Die correspondirendeu Punkte sind daher vorzugsweise diejenigen Punkte, mit welchen einfach gesehen wird, da ein Bildpunkt, welchen beide Augen an die nämliche Stelle des äusseren Raumes verlegen, nothwendig auch einfach erscheint. Die correspondirenden Punkte haben keine vollkommen übereinstimmende Lage in beiden Augen. Es geht dies aus folgender Beobachtung hervor. Betrachtet man die linke Hälfte L der Fig. 111 bloss mit dem linken

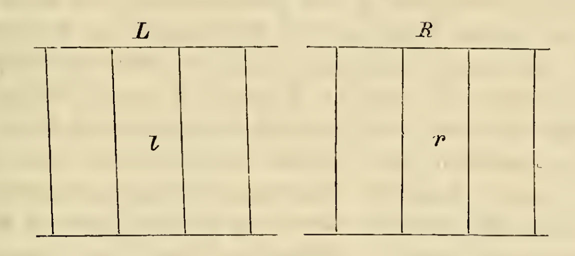


Fig. 111.

Auge, so scheinen die verticalen Linien die horizontalen unter einem rechten Winkel zu schneiden; betrachtet man ebenso die rechte Hälfte R dieser Fig. bloss mit dem rechten Auge, so erscheint gleichfalls der Durchschnittswinkel als ein rechter, obgleich bei Betrachtung mit beiden Augen sogleich auffällt, dass die verticalen Linien dort von links nach rechts und hier von rechts nach links geneigt sind. Wenn man nun den Punkt l mit dem linken, den Punkt r mit dem rechten Auge fixirt, so verschmelzen die Zeichnungen L und R in der Vorstellung, und man sieht ein einziges rechtswinkliges Gitter. Aus dieser Beobachtung geht hervor, dass, wenn beide Augen bei horizontaler Visirebene nahehin parallel stehen, die Punkte beider Netzhäute, die im gemeinsamen Sehfeld sich decken, nicht Punkte von übereinstimmender Lage sind. Legt man durch das Sehfeld eines jeden Auges zuerst horizontale und dann darauf senkrechte verticale Meridiane, so decken sich zwar die ersteren, nicht aber die letzteren. Gibt man aber diesen die in Fig. 111 gezeichnete Neigung, so decken sich nun die in Wirklichkeit schrägen, aber scheinbar verticalen Meridiane im gemeinsamen Sehfeld. Je zwei Punkte der einzelnen Sehfelder correspondiren somit oder bilden einen einzigen Punkt des gemeinsamen Sehfeldes, wenn sie auf entsprechenden horizontalen und scheinbar verticalen Meridianen beider Augen gelegen sind. Bei der in normalen Augen gewöhnlichen Neigung der scheinbar verticalen Meridiane bilden, wenn der Blick horizontal in unendliche Ferne gerichtet ist, diejenigen äusseren Raumpunkte, die den Deckpunkten des gemeinsamen Sehfeldes entsprechen, die horizontale Bodenebene. Die Objecte, die in dieser Ebene gelegen sind, sind daher beim Sehen in

unendliche Ferne durch eine deutlichere Wahrnehmbarkeit vor andern Objecten bevorzugt.

Man bezeichnet den Inbegriff derjenigen Punkte im äusseren Raum, die auf correspondirenden Punkten beider Netzhäute sich abbilden, als den Horopter. Der Horopter ist abhängig von der Richtung der Gesichtslinien und der dieser Richtung entsprechenden Orientirung beider Augen. Nur dann, wenn beide Gesichtslinien horizontal in unendliche Ferne gerichtet sind, ist der Horopter eine Fläche, die Bodenebene. In allen übrigen Augenstellungen ist der Horopter linienförmig. Befinden sich die Augen convergirend in der Primärstellung, so ist er ein Kreis, der durch den fixirten Punkt und die Mittelpunkte der Visirlinien beider Augen geht, und eine gerade Linie, die in der Mitte der Peripherie dieses Kreises errichtet ist, und die demnach in einem einzigen Fall den Fixationspunkt schneidet, wenn nämlich die Convergenz beider Gesichtslinien eine symmetrische ist. Weicht die Visirebene von der Primärstellung ab, so ist, wenn die Convergenz wieder symmetrisch ist, der Horopter eine in der durch die Mitte des Körpers gelegten Ebene, der so genannten Medianebene, befindliche Linie, die je nach der stattfindenden Augenstellung geneigt ist, und ausserdem eine Ellipse, welche die gerade Horopterlinie bei nach oben gewendetem Blick oberhalb des Fixationspunktes, bei nach unten gewendetem Blick unterhalb des Fixationspunktes schneidet; im ersteren Fall ist die quere Axe, im letzteren Fall die mediane Axe der Ellipse die grössere. Wenn endlich weder die Gesichtslinien in der Primärstellung sich befinden noch der Fixationspunkt in der Medianebene liegt, so ist der Horopter eine durch den Fixationspunkt gehende Curve doppelter Krümmung, welche durch den Schnitt zweier Hyperboloide entsteht.

Diejenigen Objecte, die sich im gemeinsamen Sehfeld beträchtlich vom Horopter entfernen, können leicht doppelt gesehen werden. Doch tritt keineswegs in allen Fällen, wo gewisse Punkte des gemeinsamen Sehfelds nicht im Horopter liegen, Doppeltsehen ein. Dies fehlt namentlich fast immer dann, wenn ein Punkt oder einige Punkte des gesehenen Objects in den Horopter fallen, also z. B. wenn ein Punkt des Objects fixirt wird, da ja der Fixationspunkt immer zum Horopter gehört. Es können dann die seitlich vom Fixationspunkt gelegenen Theile des Objects sich ziemlich beträchtlich vom Horopter entfernen, ohne doppelt zu erscheinen; wenn die Objecte nach der dritten Dimension ausgedehnt sind, so kann sogar, wie wir im folgenden §. sehen werden, die Abweichung der Bildlage in beiden Augen wesentlich die Erkennung ihrer Tiefenausdehnung vermitteln, und es tritt, so lange die Beziehung auf ein nach der Tiefe ausgedehntes Object möglich ist, selbst bei sehr beträchtlichen Abweichungen vom Horopter kein Doppeltsehen ein. In deutlichen Doppelbildern erscheinen namentlich diejenigen Objecte, welche nicht fixirt werden und entweder vor oder hinter dem Fixa-

tionspunkte gelegen sind. Fixiren z. B. beide Augen (in Fig. 112) den Punkt a, und befindet sich hinter dem Fixationspunct ein Object b, vor

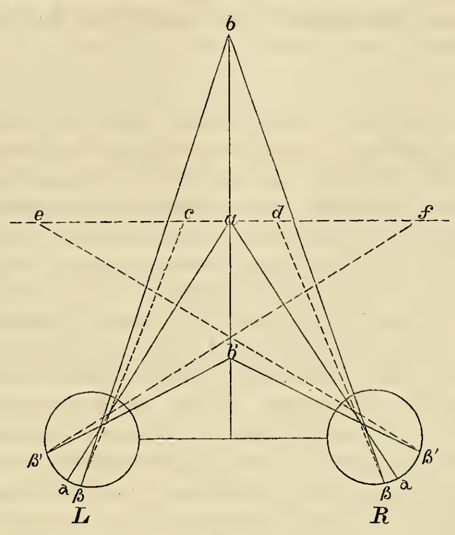


Fig. 112.

dem Fixationspunkt ein Object b', so erscheinen sowohl b als b' in Doppelbildern. Wenn man durch den Kreuzungspunkt der Richtungsstrahlen die Linien b β und b' β' zieht, so sieht man, dass die Doppelbilder $\beta\beta$ nach innen, die Doppelbilder $\beta'\beta'$ nach aussen vom Endpunkt α der Gesichtslinien gelegen sind. Um die Lage, welche wir diesen Doppelbildern im äussern Raum anweisen, zu finden, zieht man von jedem Bildpunkt auf der Netzhaut eine Linie durch den Kreuzungspunkt der Visirlinien, in der Richtung der so gezogenen Visirlinie wird dann das betreffende Doppelbild gesehen. Das Bild β des Auges L erscheint daher in der Richtung β c, das Bild β des Auges R in der Richtung β d, von den Bildern β' β' dagegen erscheint dasjenige des Auges L in der Richtung β' f und dasjenige des Auges R in der Richtung β' e. Zugleich verlegen wir hierbei die Doppelbilder ungefähr in dieselbe Entfernung, in welcher sich der fixirte Punkt befindet: wir sehen daher die Bilder $\beta\beta$ in c und d, die Bilder $\beta'\beta'$ in e und f. Allgemein also liegt jedes der Doppelbilder eines hinter dem Fixationspunkt befindlichen Objectes auf der nämlichen Seite wie das Auge, von welchem es herrührt, die Doppelbilder eines vor dem Fixationspunkt gelegenen Objectes aber haben eine entgegengesetzte Lage. Man bezeichnet desshalb dort die Doppelbilder als rechtseitige, hier als gekreuzte Doppelbilder. Wenn man also z. B. zwei Stricknadeln in einiger Entfernung von einander in der Medianebene vor die Augen hält, so erscheint, wenn man die nähere Nadel fixirt, die entferntere, und wenn man die entferntere Nadel fixirt, die nähere in Doppelbildern. Im ersten Fall verschwindet beim Schliessen

des rechten Auges das rechte, beim Schliessen des linken Auges das linke Doppelbild; im zweiten Fall hingegen verschwindet beim Schliessen des rechten Auges das linke, beim Schliessen des linken Auges das rechte Doppelbild.

Die Lehre vom Horopter hat neuerdings viel von der Bedeutung verloren, die man früher ihr beilegte, so lange noch allgemein an der Ansicht festgehalten wurde, dass nur die Erregung correspondirender Netzhautpunkte eine räumlich einfache Vorstellung veranlasse. Am schärfsten wurde diese Ansicht, die man als die Identitätstheorie bezeichnet, von J. Müller ausgesprochen, der geradezu beide Augen als ein einziges Organ betrachtete und annahm, dass im Chiasma der Sehnerven je zwei Nervenfasern in eine verschmölzen, um dann in einem einzigen Raumpunkt im Gehirn zu endigen. Schon als die im folgenden § zu erörternden stereoskopischen Erscheinungen bekannt wurden, konnte die Identitätstheorie nicht mehr strenge aufrecht erhalten werden. Dazu gesellten sich dann noch die Erfahrungen, welche die Annahme einer Erziehung des Sinnes auch bei den Wahrnehmungen des einzelnen Auges erforderten und so die psychologische Theorie (von Einigen unpassend auch Projectionstheorie genannt), die wir schon oben der Erklärung der Entstehung des Sehfeldes zu Grunde gelegt haben, nothwendig machten. Vom Standpunkte dieser Theorie aus hat das Bemühen den Horopter für die einzelnen Augenstellungen zu bestimmen fast nur noch den Werth einer mathematischen Spielerei. Nur eine Thatsache dürfte hiervon ausgenommen werden, die Thatsache, dass der Horopter beim Blick in unendliche Ferne die Bodenebene des Beobachters ist, welche aus der zuerst von Recklinghausen gemachten Beobachtung einer schrägen Lage der scheinbar verticalen Meridiane folgt. Helmholtz hat darauf hingewiesen, dass wir beim Sehen in die Ferne die Tiefendistanzen der auf dem Boden sich erhebenden Gegenstände sehr deutlich unterscheiden, während dies unmöglich wird, sobald wir mit abwärts gekehrtem Kopf oder durch umdrehende Prismen in die Ferne sehen. Zu diesem Behuf muss die Neigung der scheinbar verticalen Meridiane so gross sein, dass die letzteren, wenn man sie verlängert denkt, auf der Bodenfläche sich schneiden. Bei mittlerer Höhe des Körpers muss der Winkel zwischen dem scheinbar und wirklich verticalen Meridian etwa $1^0 13'$ betragen. Die Beobachtungen von Helmholtz und Volkmann stimmen hiermit sehr nahe überein. Volkmann hat ausserdem auch noch in einzelnen Augen eine geringe Schrägstellung der horizontalen Meridiane beobachtet. Diese ist übrigens offenbar viel inconstanter als die Neigung der verticalen Meridiane. Die letztere scheint nur zuweilen Gradunterschiede zu zeigen. So ist z. B. in meinen eigenen Augen die Neigung viel geringer als in den Augen von Recklinghausen, Helmholtz u. A, freilich fällt dann aber auch für solche Fälle der Horopter beim Sehen in unendliche Ferne nicht mehr mit der Bodenebene zusammen, und es verliert so jene Beobachtung die Bedeutung eines allgemeinen Gesetzes. Durch die eigenthümliche Beziehung, in welcher die Neigung der scheinbar verticalen Meridiane zur deutlichen Wahrnehmung der Bodenebene steht, und durch die Abweichungen, welche in dieser Beziehung bei verschiedenen Augen vorkommen, wird es höchst wahrscheinlich, dass selbst was wir Correspondenz der Netzhautpunkte nennen etwas Erworbenes ist, das sich erst nach den im Verlauf sich ergebenden Bedürfnissen der Gesichtswahrnehmung gestaltet.

Man hat früher allgemein vorausgesetzt, correspondirend seien solche Punkte beider Netzhäute, auf welche die Bilder desselben unendlich entfernten Punktes fallen, wenn die Augen in die Ferne blicken. Dann würden, wenn man sich die beiden Netzhäute in dieser Stellung für das Fernsehen über einander gelegt denkt, alle correspondirenden Punkte sich decken, und es würde der Horopter für das Fernsehen eine auf den parallelen Gesichtslinien senkrecht errichtete Ebene sein. Für andere Augenstellungen wurde der Horopter unter der gleichen Voraussetzung von Verschiedenen zu ermitteln gesucht, ohne dass aber das Problem vollständig gelöst worden wäre. Vieth und J. Müller gaben einen durch den Fixationspunkt und die beiden Augen gehenden Kreis, der in der That für gewisse Augenstellungen einen Theil des Horopters bildet, als Horopter an. A. Prévost fügte dazu eine in der Mitte der Peripherie dieses Kreises senkrecht errichtete Linie. Meissner zeigte, dass diese Linie, die in den symmetrischen Augenstellungen durch den Fixationspunkt geht, wegen der Augendrehungen geneigt sein müsse, liess aber den Kreis aus seinem Horopter hinweg. Ich selbst habe darauf hingewiesen, dass es zur vollständigen Lösung des Heropterproblems dienlich sei die Aufgabe in zwei zu trennen, zuerst zwei partielle Horopteren zu suchen und dann daraus den Totalhoropter zu construiren, doch habe ich mich, irregeführt durch Beobachtungen, welche, wie sich jetzt zeigt, auch aus dem richtigen Horopter erklärt werden können, in der Bestimmung des einen der partiellen Horopteren getäuscht. Eine vollständige Lösung des Horopterproblems mit Rücksicht auf die eigenthümliche Lagenabweichung der correspondirenden Punkte wurde erst von Helmholtz gegeben. Er hat als partielle Horopteren einen Verticalhoropter und einen Horizontalhoropter unterschieden. Der erste umfassst alle jene Punkte im gemeinsamen Sehfeld, welche in beiden Augen unter gleichem Höhenwinkel erscheinen, der zweite alle jene Punkte, welche beiden Augen unter gleichem Breitenwinkel erscheinen. Jeder dieser partiellen Horopteren ist im Allgemeinen ein Hyperboloid mit einer Mantelfläche, das in gewissen Fällen in einen Kegel oder in zwei sich schneidende Ebenen übergeht. Der Totalhoropter oder Punkthoropter ist die Schnittlinie dieser beiden Hyperboloide, also im Allgemeinen eine Curve doppelter Krümmung, die aber in gewissen, oben näher bezeichneten Fällen sich auf gerade Linien oder ebene Kegelschnitte reducirt. Unter der früheren Voraussetzung, dass die correspondirenden Punkte in beiden Netzhäuten eine völlig übereinstimmende Lage haben, ist der Horopter noch von E. Hering und von Hankel untersucht werden. Der Letztere hat eine unter dieser Voraussetzung vollständige Lösung des Problems gegeben *).

§. 223. Die Tiefenvorstellung.

Das Auge nimmt nicht bloss die flächenhafte Ausdehnung der Objecte sondern auch ihre Ausdehnung nach der Tiefe des Raumes wahr.

*) J. Müller, zur vergleichenden Physiologie des Gesichtsinns, Meissner, Beiträge zur Physiologie des Sehorgans, Leipzig 1854. Wundt, Beiträge zur Theorie der Sinneswahrnehmung, 4. Abh. Recklinghausen, Archiv f. Ophthalmologie, Bd. 5. Helmholtz, ebend. Bd. 10. Hering, Beiträge zur Physiologie, Heft 3 u. 4. Hankel, Poggendorff's Annalen Bd. 122.

Während aber die Flächenanschauung schon durch das einzelne Auge vermittelt wird, so dass das gemeinsame Sehfeld dem was im einfachen Sehfelde enthalten war nichts mehr hinzufügt, beruht die Tiefenvorstellung vorzugsweise auf dem Zusammenwirken der beiden Augen. Wir besitzen für die Erkenntniss der Tiefenentfernung verschiedener Objecte oder einzelner Theile des nämlichen Gegenstandes folgende Hülfsmittel:

1) Den Gesichtswinkel oder die scheinbare Grösse der Objecte. Er kann natürlich nur bei denjenigen Gegenständen zur Schätzung der Entfernungen beitragen, deren wirkliche Grösse wir annähernd kennen. Wenn wir z. B. einen Menschen in verschiedenen Entfernungen sehen, so urtheilen wir, er sei uns um so ferner, unter einem je kleineren Gesichtswinkel er von uns gesehen wird. Hier geht die aus andern Erfahrungen bekannte Grösse eines Menschen in unser Urtheil ein. Bei Gegenständen, von deren wirklicher Grösse wir uns nie eine Anschauung verschaffen können, wie bei der Sonne oder beim Monde, kann uns daher der Gesichtswinkel nichts für die Beurtheilung der Entfernung helfen. Ebenso irren sich Kinder, deren Erfahrungen noch zu beschränkt sind, sehr häufig in ihrem Urtheil. Im Ganzen wird der Gesichtswinkel vorzugsweise zur Unterscheidung der Distanzen sehr fern gelegener Objecte benützt, bei welchen die übrigen Hülfsmittel der Entfernungsschätzung nicht mehr anwendbar sind. Manche weitere Kennzeichen, wie die Luftperspective, die Entwerfung der Schatten, dienen zur Unterstützung des Gesichtswinkels.

2) Die Accomodation des Auges. Diese trägt natürlich nur innerhalb der Accomodationsgrenzen zur Bestimmung der Entfernungen bei; sie unterstützt hier die Schätzung mit Hülfe des Gesichtswinkels. Die Accomodation wird zu einem um so schärferen Unterscheidungsmittel der Distanzen, je mehr sich die Objecte dem Nahepunkt nähern, da nach §. 211 mit der Annäherung an das Auge die Zerstreuungskreise und daher auch die zu ihrer Vernichtung nothwendigen Muskelwirkungen sehr schnell grösser werden. Die Unterscheidung der Entfernungen gründet sich auf das mit der Accomodation für die Nähe verbundene Accomodationsgefühl, welches letztere ohne Zweifel ein Muskelgefühl ist. Wir können daher auch mit Hülfe der Accomodation nur dann Entfernungen unterscheiden, wenn wir zuerst auf das entferntere und dann auf das nähere Object das Auge einstellen. Aus demselben Grunde können wir, wenn ein Object sich in der dritten Dimension bewegt, nur dann diese Bewegung mit Hülfe der Accomodation erkennen, wenn sich das Object dem Auge annähert, während wir eine Entfernungsbewegung erst wahrnehmen, sobald der Gesichtswinkel sich merklich geändert hat.

Den Einfluss der Accomodation auf die Schätzung der Tiefendistanz wies ich durch Versuche nach, in welchen ein Beobachter mit einem Auge durch eine innen geschwärzte Röhre nach einer entfernten weissen Wand hin blickte, zwi-

schen welcher und dem Auge ein vertical hängerder schwarzer Faden hin- und herbewegt werden konnte. Es wurde so ermittelt, um welche kleine Distanz der Faden genähert oder entfernt werden musste, damit der Beobachter die Distanzänderung eben noch wahrnehme. Es zeigte sich, dass innerhalb der Accomodationsgrenzen die Unterschiedsempfindlichkeit für die Annäherung erheblich feiner ist als die Unterschiedsempfindlichkeit für die Entfernung, und dass diese erst mit der merklich werdenden Vergrösserung des Netzhautbildes eintritt, während jene davon unabhängig ist *).

3) Die Bewegung der Augen. Diese kann in doppelter Weise die Auffassung der Entfernungen vermitteln. Wir überblicken häufig die Gegenstände, indem wir über die Fusspunkte derselben unsern Blickpunkt hinbewegen. So messen wir an der Augenbewegung, die zur Bewegung des Blickpunktes erforderlich ist, die relativen Entfernungen. Bewegungen des Kopfes können diese Augenbewegungen unterstützen. Auch hier ist ein Auge zur Erzeugung der Tiefenvorstellung genügend. Weit vollkommner aber wird diese hervorgerufen, wenn wir die Veränderungen des Blickpunktes mittelst der Convergenz- und Divergenzbewegungen beider Augen erzeugen. Diese sind natürlich davon, ob die Gegenstände sichtbare Fusspunkte haben oder nicht, vollkommen unabhängig, und sie liefern uns ausserdem ein feineres Maass der Entfernungen als jedes andere Hülfsmittel. Doch ist auch dieses Maass, wie jedes andere, das wir aus unsern Empfindungen schöpfen, nur ein relatives, kein absolutes. Wir können unterscheiden, ob ein Object näher oder ferner ist als ein anderes, wir vermögen aber niemals, oder doch nur höchst unvollkommen, durch das blosse Augenmaass anzugeben, wie weit ein Gegenstand entfernt sei. Die Convergenzbewegungen werden innerhalb der Accomodationsbreite durch die Accomodationsbewegungen unterstützt, indem beide in einem solchen Zusammenhang stehen, dass wir auf die Entfernung des Punktes, auf welchen wir unsere Gesichtslinien einstellen, unwillkürlich auch accomodiren. Doch kann dieser Zusammenhang zuweilen durch absichtliche Uebung gelöst werden.

Den Einfluss der Convergenz und Divergenz der Gesichtslinien auf die Entfernungsschätzung wies ich durch eine ähnliche Versuchsmethode nach wie den Einfluss der Accomodation. Der Beobachter blickte mit beiden Augen nach einer weissen Wand, vor der ein Faden hin- und hergeschoben wurde. Mit diesem Einfluss des Convergenzwinkels auf die Schätzung der Entfernung hängt es zusammen, dass uns, wie H. Meyer gezeigt hat, bei gleicher Grösse des Netzhautbildes das äussere Object bei stärkerer Convergenz grösser als bei geringerer Convergenz erscheint, falls nur alle übrigen Bedingungen der Entfernungsschätzung dieselben bleiben **).

4) Die Verschiedenheit der Netzhautbilder eines nach

*) Wundt, Beiträge zur Theorie der Sinnesw., 3. Abh.

**) H. Meyer, Poggendorff's Annalen, Bd. 85. Wundt, Beiträge etc. 4. Abh.

der Tiefe ausgedehnten Gegenstandes in beiden Augen. Wenn ein körperlicher Gegenstand aus der Nähe mit beiden Augen betrachtet wird, so ist das Netzhautbild im rechten Auge mehr oder weniger verschieden von dem Netzhautbild im linken Auge, und wenn wir abwechselnd das eine und das andere Auge schliessen, so können wir uns unmittelbar von dieser Verschiedenheit der Bilder überzeugen. Hält man z. B. die rechte Hand so zwischen beide Augen, dass der Handrücken nach rechts und die Handfläche nach links gerichtet ist, so wird nur ein kleiner Theil der Hand, nämlich die Radialseite des Daumens und Zeigefingers, von beiden Augen zugleich gesehen, der grössere Theil des Bildes ist aber in beiden Augen verschieden, denn das rechte Auge sieht nur die Rückenfläche und nichts von der Volarfläche, das linke Auge sieht nur die Volarfläche und nichts von der Rückenfläche der Hand. Trotzdem erscheinen im gemeinsamen Sehfeld keine zwei verschiedenen Bilder, sondern es wird die Hand als ein Gegenstand, aber als ein körperlich ausgedehnter Gegenstand aufgefasst. Hieraus folgt, dass die Verschiedenheit der Netzhautbilder, welche ein körperlich ausgedehnter Gegenstand in beiden Augen entwirft, benützt wird, um die Tiefenvorstellung zu erzeugen. Diese entsteht daher auch, wenn man nicht wirklich einen körperlichen Gegenstand betrachtet, sondern wenn man beiden Augen flächenhafte Bilder darbietet, welche den Projectionen eines körperlichen Gegenstands entsprechen, vorausgesetzt dass jedes Auge das ihm entsprechende Bild in der geeigneten Weise fixirt. Wenn z. B. das linke Auge die Zeichnung A (Fig. 113) im Punkte a, das rechte

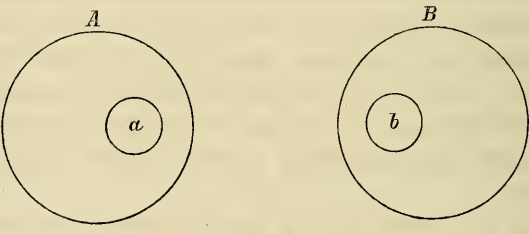


Fig. 113.

Auge die Zeichnung B im Punkte b fixirt, so erscheint im gemeinsamen Sehfeld das Bild eines abgestumpften Kegels mit kreisförmiger Basis. Dieser Erfolg ist leicht erklärlich, da ja, wenn beide Augen wirklich einen solchen Kegel betrachten, das Bild im rechten Auge der Zeichnung B, dasjenige im linken Auge der Zeichnung A entspricht. Weil es schwer ist, mit beiden Augen zwei verschiedene Punkte a und b zu fixiren, so erleichtert man sich diese Beobachtungen durch das Stereoskop. Dies geschieht bei den gewöhnlich benützten Stereoskopen durch prismatische Gläser. Die Augen oo′ (Fig. 114) müssten, wenn sie ohne Stereoskop die beiden Bilder A und B durch Fixiren von a und b in eine körperliche Vorstellung verschmelzen wollten, fast in unendliche Ferne blicken,

während doch die zwei Zeichnungen sich in sehr geringer Entfernung vom Auge befinden. Treten nun aber die zwei Prismen p p′ dazwischen, so werden die von B und A kommenden Strahlen in den Richtungen p o und p′ o′ abgelenkt. Beide Augen können also den Punkt F fixiren, und der Effect ist derselbe, als wenn das Auge o den Punkt b und das Auge o′ den Punkt a fixiren würde.

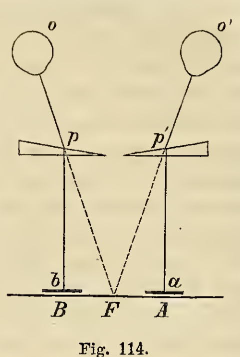


Fig. 114.

Dass die beiden Netzhautbilder eines in der Nähe betrachteten körperlichen Objectes von einander verschieden seien, hat zuerst Wheatstone beobachtet und daraus Veranlassung zur Erfindung des Stereoskopes genommen. Zugleich bemerkte dieser Physiker, dass die Erscheinungen des stereoskopischen Sehens nicht mit der Annahme der Identität der Netzhäute im Einklang stünden. Doch suchte man bis in die neueste Zeit von vielen Seiten die Identitätshypothese aufrecht zu erhalten. So nahm Brücke an, die stereoskopische Vorstellung entstehe successiv, durch rasche Bewegungen des Blickpunktes; hiergegen zeigte jedoch Dove, dass auch bei instantaner Beleuchtung mit dem elektrischen Funken die stereoskopische Vorstellung vorhanden sei. Volkmann nahm an, die Doppelbilder würden wegen der geringen Schärfe des Sehens auf den Seitentheilen der Netzhaut nicht wahrgenommen. Alle Schwierigkeiten dieser Erklärungen sind leicht beseitigt durch die psychologische Theorie der Entstehung der Gesichtsvorstellungen, der schon frühere Beobachter sich zuweilen näherten, die ich aber zum ersten Mal vollständig durchgeführt zu haben glaube, indem ich das binoculare und monoculare Sehen von einem einzigen Princip aus erklärte. Nach der psychologischen Theorie benützen wir gerade die Verschiedenheiten der beiden Netzhautbilder, um zur Tiefenvorstellung zu gelangen. Diese letztere ist ein Urtheil, welches auf die getrennten Beobachtungen der einzelnen Augen gegründet ist. Eine eigentliche Identität der beiden Netzhäute, insofern darunter eine zwingende Verbindung je zweier Netzhautpunkte zum Einfachsehen verstanden sein soll, existirt für diese Theorie nicht. Besonders überzeugend sind in letzterer Beziehung die Erscheinungen der stereoskopischen Nachbilder, des stereoskopischen Glanzes und des Wettstreites der Sehfelder*).

Der von mir angegebene Grundversuch für die Stereoskopie mit Nachbildern ist folgender: Man erzeugt mittelst zweier farbiger Streifen, die zu einander geneigt sind, und von denen das linke Auge den Streifen a, das rechte Auge den Streifen b (Fig. 115 A) fixirt, ein gemeinsames Nachbild B. Wenn man nun dieses Nachbild auf eine verticale Ebene projicirt und dann die letztere so um ihre horizontale Axe dreht, dass sich ihr oberes Ende vom Auge ent-

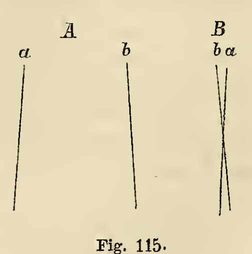


Fig. 115.

*) Wheatstone, Poggendorff's Annalen, Ergänzungsband 1842. Brücke, Müller's Archiv 1841. Volkmann, Archiv f. Ophthalmologie, Bd. 5. Nagel, das Sehen mit zwei Augen, Leipzig u. Heidelberg 1861. Wundt, Beiträge, 4. Abh.

fernt, so verkleinert sich der Winkel zwischen a und b, und bei einer gewissen Stellung der Ebene verschmelzen beide Nachbilder. Aus diesem Versuch geht hervor, dess die Verschmelzung je zweier Bilder beider Augen davon abhängig ist, wie unser Bewusstsein durch andere Momente veranlasst wird, die Bilder in den äusseren Raum zu verlegen. Bei diesem Versuch geschieht die Verlegung in den äusseren Raum hinein so, dass man mit nicht correspondirenden Punkten einfach sieht. Man kann aber auch den Versuch so anstellen, dass mit correspondirenden Punkten doppelt gesehen wird. Man fixire z. B. mit beiden Augen aus einiger Entfernung einen verticalen farbigen Streifen. Schiebt man nun an dessen Stelle eine verticale Ebene, so erscheint ein einfaches Nachbild des Streifens; ist aber die Ebene geneigt, so sieht man sehr häufig statt des einfachen zwei Nachbilder, die im fixirten Punkte sich kreuzen. Hier wird das Bewusstsein veranlasst, das Nachbild jedes Auges auf die geneigte Ebene zu projiciren, wodurch die Bilder correspondirender Punkte auf verschiedene Punkte im äusseren Raume bezogen werden. Das gemeinsame Nachbild wird daher auch nur dann bei diesem Versuch einfach gesehen, wenn es nicht auf die geneigte Ebene projicirt wird, sondern frei in der Luft an der Stelle des betrachteten Objectes erscheint*).

Der von Dove zuerst beobachtete stereoskopische Glanz entsteht, wenn man beiden Augen verschiedene Farben oder verschiedene Helligkeitsgrade darbietet. Betrachtet man z. B. mit dem einen Auge eine schwarze, mit dem andern eine weisse Fläche im Stereoskop, so erscheint das gemeinsame Bild nicht grau sondern graphitglänzend, d. h. es erscheint wie ein schwarzer Gegenstand, der helle Objecte unregelmässig spiegelt. Offenbar wird hier das stereoskopische Bild nach der Analogie vorausgegangener Erfahrungen des binocularen Sehens beurtheilt, wobei ein spiegelndes Object betrachtet, dabei aber das Spiegelbild so reflectirt wurde, dass es nur von einem Auge gesehen werden konnte**).

Der Wettstreit der Sehfelder entsteht, wenn man den zwei Augen im Stereoskop Bilder darbietet, welche auf keine Weise zu einer gemeinsamen Gesichtsvorstellung vereinigt werden können. Hier kann immer nur abwechselnd das eine oder das andere Bild zum Bewusstsein gelangen. — Eine Reihe von Erscheinungen, die mit dem Wettstreit der Sehfelder nahe verwandt sind, habe ich als binocularen Contrast bezeichnet. Es bestehen dieselben im wesentlichen darin, dass in beiden Augen verschiedene Bilder entworfen werden, von denen das eine das andere ganz oder theilweise aus der Vorstellung verdrängt. Diese Verdrängung kann immer entweder auf einen Contrast der beiden Bilder gegen einander oder auf einen ungleichen Contrast derselben zu ihrem Grunde zurückbezogen werden. Einige von Panum beobachte Erscheinungen, sowie eine Reihe von Wechselbeziehungen zwischen beiden Netzhäutern, die durch Fechner entdeckt worden sind, gehören hierher. Ein weiteres Eingehen auf dieselben würde uns hier zu weit führen, wir müssen sie, sowie eine Anzahl interessanter Urtheilstäuschungen des Gesichtsinns, die Zöllner, Kundt u. A. beobachtet haben, der Psychologie überlassen ***).

---

*) Wundt, Beiträge, 4. Abh.

**) Dove, Poggeudorff's Annalen, Bd. 83. Brücke, Wiener Akademieberichte, 1853. Helmholtz, Verhandl. des Ver. der Rheinlande, 1856. Wundt, Beiträge, 5. Abh.

***) Wheatstone a. a. O. Panum, das Sehen mit zwei Augen, Kiel 1858.

3. Der Gehörsinn.

§. 224. Bau des Gehörorgans.

Das Gehörorgan zerfällt in drei Abtheilungen: das äussere, das mittlere und das innere Ohr. Davon dienen die beiden ersten der Zuleitung der Schallwellen, das dritte ist der unmittelbaren Uebertragung derselben anf die den Schall percipirenden Nervenenden bestimmt.

Das äussere Ohr besteht aus der durch ihre vielfachen Erhabenheiten und Vertiefungen ausgezeichneten Ohrmuschel, aus dem schräg von der äussern Ohröffnung nach innen und vorn verlaufenden äussern Gehörgang, und aus dem Trommelfell, einer dünnen elastischen Membran, die am Ende des äussern Gehörgangs, eingesetzt in eine Knochenfurche und schräg geneigt von oben, aussen und hinten nach unten, innen und vorn ausgespannt ist.

Das mittlere Ohr besteht aus der Trommelhöhle mit der dieselbe ausfüllenden Kette der Gehörknöchelchen und aus der Ohrtrompete oder Eustach'schen Röhre. Die Trommelhöhle ist ein mit Luft erfüllter unregelmässig rundlicher Raum, an dessen innerer Wand sich die der Zuleitung zum Labyrinth dienenden Oeffnungen befinden, das ovale Fenster, welches in den Vorhof führt, aber durch den Tritt des Steigbügels (s Fig. 116) verschlossen ist, und das runde Fenster (f), welches nach unten vom vorigen liegt, in die Schnecke führt und durch eine Membran, das Nebentrommelfell, abgeschlossen wird. Die Ohrtrompete (E) ist ein langer, halb knorpeliger, halb knöcherner Verbindungskanal zwischen der Mundhöhle und der Trommelhöhle. In der Trommelhöhle befinden sich die drei Gehörknöchelchen, Hammer, Ambos und Steigbügel. Sie bilden eine Hebelverbindung, deren erstes Stück, der Hammer (h), durch den Hammergriff (e) an das Trommelfell befestigt ist, und deren letztes Stück, der Steigbügel, im Vorhofsfenster steckt, während das mittlere, der Ambos, (a), zwischen beiden das Verbindungsglied abgibt. Die drei Gehörknöchelchen sind durch Bänder mit einander und durch zwei Muskeln mit umgebenden Theilen verbunden. Der eine dieser Muskeln, der Trommelfellspanner, entspringt im knorpeligen Theil der Ohrtrompete und läuft in einem eigenen Knochenkanal der letzteren zu dem Hammergriff, an

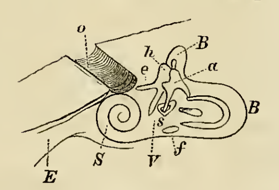


Fig. 116.

Fechner, Abhandl. der sächs. Gesellschaft der Wissenschaften, 1860.
Wundt, a. a. O.

welchem er sich ansetzt; bei seiner Contraction wird der Hammergriff nach innen gezogen und dadurch das Trommelfell gespannt. Der zweite, der Steigbügelmuskel, entspringt an der hintern Wand der Trommelhöhle, läuft bogenförmig nach oben und vorn und setzt sich an das Köpfchen des Steigbügels an; bei seiner Contraction wird der Steigbügel nach hinten und innen gezogen und dadurch der Tritt desselben in die ovale Grube gedrückt.

Das innere Ohr oder das Labyrinth ist eine vollständig geschlossene, mit Wasser angefüllte Höhle, die mit Ausnahme der beiden Fenster ganz von knöchernen Wänden begrenzt ist. Es zerfällt in zwei Haupttheile, den Vorhof mit den Bogengängen und die Schnecke. Der Vorhof (V Fig. 116) ist eine rundliche Höhle, die durch die Membran des ovalen Fensters von der Trommelhöhle getrennt ist. Von ihm aus gehen drei in drei auf einander rechtwinkligen Ebenen liegende Bogengänge (BB); am einen Ende jedes Bogengangs befindet sich eine rundliche Erweiterung (Ampulle). Innerhalb der knöchernen Wände des Vorhofs und der Bogengänge liegen membranöse Hüllen, das häutige Labyrinth, die in ihrer Form ziemlich vollständig dem knöchernen Labyrinthe nachgebildet sind. Das häutige Labyrinth ist von Wasser umgeben und ausgefüllt, im Innern der Säckchen befinden sich ausserdem kleine Kalkkrystalle, der Gehörsand. Die Nervenfasern, welche aus der Zerspaltung des im innern Ohrgang (o) verlaufenden Hörnerven hervorgehen, treten von den Wänden des knöchernen Labyrinths auf die Vorhofssäckchen und die Ampullen und enden an verdickten Stellen derselben, indem sie zwischen die Zellen des innen diese Häute überziehenden Cylinderepithels treten. Aus der innern Fläche dieses Epithels ragen nach M. Schultze's Entdeckung steife elastische Haare, die in eine feine Spitze auslaufen.

Von weit verwickelterem Bau ist die Schnecke (S). Sie besteht aus einem spiralförmig aufgewundenen Kanal, der durch eine Scheidewand, die nur an der Spitze eine enge Oeffnung hat, in zwei Theile getheilt ist. Davon mündet der eine Theil, die Vorhofstreppe, in den Vorhof, der andere Theil, die Paukentreppe endet mit der Membran des runden Fensters gegen die Trommelhöhle. Auf der den Schneckencanal durchziehenden knöchernen Leiste und der von ihr ausgehenden membranösen Scheidewand zwischen Vorhofs- und Paukentreppe sind hier die Endorgane des Gehörsnerven gelagert. Die Fig. 117 gibt einen schematischen Durchnitt der Scheidewand mit diesen Endorganen. Die Scheidewand selbst besteht, wie man hieraus ersieht, aus zwei Membranen (G und C) zwischen denen ein Hohlraum, die sogenannte mittlere Treppe, bleibt, und in diesem Hohlraum befinden sich die Nervenendigungen. Die untere elastische Membran (G), welche die mittlere Treppe von der Paukentreppe trennt, nennt man Grundmembran;

die obere Membran (C), die aus einem Netzwerk von Fasern besteht und sich an einer Reihe zahnartiger Fortsätze, den die Knochenhaut bil-

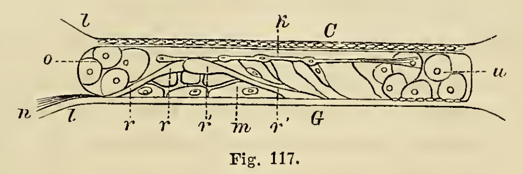


Fig. 117.

det, festsetzt, bezeichnet man als Corti'sche Membran. Vom Rand der knöchernen Leiste l l aus treten die Nerven (n) in den Hohlraum ein. In diesem unterscheidet man zunächst eine Reihe bogen- oder faserförmiger Gebilde, die man als die Corti'schen Fasern bezeichnet, und die höchst wahrscheinlich die eigentlichen Endorgane des Gehörsnerven darstellen. Jeder Bogen besteht aus einem aufsteigenden Theil r r, der Faser erster Reihe, und aus einem absteigenden Theil r' r', der Faser zweiter Reihe. Beide haben die in der Fig. angedeutete Gestalt und liegen dicht an einander gereiht. Sie sind steife, elastische Gebilde und können daher, wenn durch einen Schall die Grundmembran in Schwingungen geräth, leicht in Mitschwingungen versetzt werden. Namentlich gilt dies von den Fasern zweiter Reihe, welche der Grundmembran gerade in der Mitte aufliegen, wo die Schwingungen am ausgiebigsten sein müssen; wahrscheinlich werden erst durch sie dann auch die Fasern erster Reihe zum Mitschwingen gebracht. Die Corti'schen Fasern sind umgeben von einer Menge weicher Fasern und Zellen, die grösstentheils als ein stützendes Bindegewebe anzusehen sind. Zwischen den Schenkeln der Bögen und an der Verbindungsstelle der Bögen mit der Grundmembran liegen sehr zarte Zellen (m), die wahrscheinlich als Nervenzellen zu deuten sind. Das ausfüllende Bindegewebe bildet namentlich von der Convexität der Bögen ausgehend, ein regelmässiges Netzwerk (k), welches man als Netzmembran bezeichnet. Auf den Zellen dieser Membran sitzen an der untern Seite andere Zellen wie Knospen auf. Beide Zellenformen sind offenbar Bindegewebszellen. Feine Bindegewebsfasern, die aus ihnen hervorgehen, erstrecken sich theils nach der Grundmembran hin theils nach den beiden Seiten. Hier befinden sich als Begrenzungslagen des Corti'schen Organs grosse kugelige Zellen (bei o und n), deren Bedeutung ungewiss ist.

Wir haben uns hier in die Beschreibung des verwickelten Baues des Gehörorgans und namentlich der Schnecke nur insoweit einlassen können, als es uns zum Verständniss der Phsiologie des Gehörsinns unerlässlich scheint. Den weitere Belehrung Suchenden müssen wir theils auf die anatomischen und histologischen Handbücher theils auf die unten citirten Abhandlungen verweisen *).

*) Corti, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 3. M. Schutze, Müllers Archiv,

§. 225. Zuleitung des Schalls.

Soll der Schall zur Auffassung gelangen, so müssen die Schallwellen zu den innerhalb des Labyrinths sich ausbreitenden Endorganen des Hörnerven geleitet werden. Der gewöhnliche Weg, auf welchem dies geschieht, ist der äussere Gehörgang und das mittlere Ohr; man bezeichnet die Leitung des Schalls auf diesem Weg, nach dem wichtigsten Abschnitt desselben, als die Schallleitung durch die Trommelhöhle. Nur sehr intensive Schallwellen oder solche, die von schwingenden Körpern herrühren, welche entweder unmittelbar die Knochen des Kopfs berühren oder, wie z. B. die Zähne, selbst mit diesen zusammenhängen, können direct durch die Erschütterung der Kopfknochen auf das Labyrinth und auf die Enden des Hörnerven wirken; man bezeichnet daher die letztere Leitung als Schallleitung durch die Kopfknochen.

Bei der Schallleitung durch die Trommelhöhle dient der äussere Gehörgang zur ersten Auffassung der Schallwellen. Die an die Mündung desselben gestellte Ohrmuschel sammelt den Schall, indem die Schallwellen von ihr gegen die vordere Ohrklappe (den Tragus) reflectirt und von dieser in den Gehörgang geworfen werden. Ausserdem vermuthet man, dass die Schwingungen der Ohrmuschel selbst durch den knöchernen Gehörgang sich auf das Trommelfell fortpflanzen. Dazu dass die Ohrmuschel durch Schallwingungen, die von jeder Richtung herkommen, leicht in Mitschwingungen gerathe, sind wohl die vielen Unebenheiten derselben besonders dienlich, da hierdurch der Schall immer auf einzelne Theile der Oberfläche senkrecht, also in der günstigsten Richtung um Schwingungen zu erregen, auffällt. Der äussere Gehörgang ist für die Leitung des Schalls insofern von Bedeutung, als er vermöge seiner Dimensionen für bestimmte Tonhöhen als Resonanzröhre wirkt und dadurch die Töne verstärkt. Beim Uebergang auf das Trommelfell gehn die Verdünnungs- und Verdichtungswellen, die der Schall in der Luft bildete, in so genannte Beugungswellen über, d. h. das Trommelfell geräth als Ganzes ähnlich wie eine tönende Saite in Hin- und Herschwingungen. Diese Schwingungen, in welche das Trommelfell durch den Schall versetzt wird, sind um so stärker, je näher der Eigenton des Trommelfeels dem äusseren Ton steht. Es ist daher von grosser Wichtigkeit, dass das Trommelfell durch den Trommelfellspanner gespannt werden kann, und also die Fähigkeit besitzt durch Erhöhung seines Eigentons dem Schall sich anzupassen. Abgesehen davon dass durch diese wechselnde Anspannung die gleich deutliche Wahrnehmbar-

---

1858. Deiters, Untersuchungen über die Lamina spiralis membranacea, Bonn 1860. Böttcher, Archiv f. pathol. Anatomie, Bd. 19.

keit von Tönen sehr verschiedener Höhe ermöglicht wird, kann zugleich durch Erhöhung der Spannung ein allzu starker Schall, der übermächtig auf den Gehörnerven einwirken würde, abgedämpft werden. Die freie Beweglichkeit des Trommelfells wird wesentlich durch die Eustach'sche Röhre ermöglicht, die, indem sie die Paukenhöhle mit der äussern Luft in Verbindung bringt, eine Verdichtung oder Verdünnung der in der Paukenhöhle befindlichen Luft verhindert. Sehr häufig ist jedoch diese Communication gestört, indem die Wandungen der Ohrtrompete namentlich in dem gegen die Rachenhöhle gekehrten Theil dicht an einander liegen; in Folge dessen wird immer die Fortpflanzung des Schalls durch die Trommelhöhle verschlechtert, es stellt sich dann aber, wie Politzer nachgewiesen hat, bei Schlingbewegungen, wahrscheinlich in Folge der hierbei stattfindenden Bewegung der Tuba, die Communication her. Die Schwingungen des Trommelfells übertragen sich auf die Kette der Gehörknöchelchen. Bei den ziemlich festen Bandverbindungen zwischen Hammer, Ambos und Steigbügel gerathen diese kleinen Knochen als ein Ganzes, ebenso wie dies ein einziger Knochen thun würde, in Schwingungen, welche durch den in dem ovalen Fenster steckenden Tritt des Steigbügels auf das Wasser des Labyrinths übertragen werden. Da das Labyrinthwasser ausser an der Stelle, wo das runde Fenster vom Nebentrommelfell überzogen wird, überall in feste knöcherne Wände eingeschlossen ist, so muss, sobald durch den Eindruck des Steigbügeltritts die Spannung des Labyrinthwassers erhöht wird, das Nebentrommelfell sich hervorwölben, es muss dagegen zurückgehen, wenn der Steigbügeltritt wieder aus dem ovalen Fenster herausgezogen wird. Die Gelenkverbindungen der Gehörknöchelchen haben höchst wahrscheinlich ihre Bedeutung darin, dass sie eine wechselnde Spannung des Trommelfells ohne gleichzeitige bedeutende Bewegung des Steigbügels im ovalen Fenster möglich machen. Würde nämlich statt der Kette der Gehörknöchelchen ein einziger Knochen vorhanden sein, so müsste bei jeder Spannung des Trommelfells der Steigbügel in das ovale Fenster gepresst werden. Dies wird vermieden, wenn bei der durch den Trommelfellspanner bewirkten Retraction des Hammergriffs zugleich der Hammer in seinem Gelenk auf dem Ambos bewegt wird. Wahrscheinlich wird dieser Erfolg, insoweit er nicht durch die Bewegung zwischen Hammer und Ambos erreicht ist, noch durch Drehung des Steigbügels gegen den Ambos unterstützt. Die Fortpflanzung der Schallbewegung auf das Labyrinthwasser gibt sich nach Politzer deutlich zu erkennen, wenn man in das Labyrinth ein Manometerröhrchen einsetzt. Jede Druckschwankung in dem mittleren oder äusseren Gehörgang hat dann unmittelbar eine entsprechende Druckschwankung in dem Monometer zur Folge.

In Bezug auf die Schallleitung durch das mittlere Ohr standen sich bis vor kurzer Zeit zwei sehr entgegengesetzte Ansichten gegenüber. Nach der einen, die von Savart und J. Müller vertheidigt wurde, sollen bis zu den Enden des

Hörnerven (also auch im Trommelfell, in der Kette der Gehörknöchelchen und im Labyrinthwasser) Verdünnungs- und Verdichtungswellen vorhanden sein. Nach E. Weber's jetzt allgemein angenommenen Ansicht sind vom Trommelfell an vorzugsweise Beugungswellen vorhanden. In der That ist leicht einzusehen, dass letztere vorhanden sein müssen, da das Trommelfell wie jede gespannte Membran nothwendig in Beugungsschwingungen geräth, die sodann den Gehörknöchelchen und durch letztere dem Labyrinthwasser sich mittheilen, hier weist überdies die Existenz des den Druckschwankungen der Flüssigkeit nachgebenden Nebentrommelfells auf solche Wellen hin. Dieser Membran hat jedoch J. Müller eine andere Bedeutung beigelegt. Er betrachtete sie als einen Leitungsweg für solche Schallwellen, die vom Trommelfell auf die Luft des mittleren Ohrs und dann von dieser aus auf das Nebentrommelfell übergingen. Nach dieser Hypothese existirten also zwei Wege des Schalls im mittleren Ohr, die Kette der Gehörknöchelchen uud die Luft. Wenn nun auch eine Schallleitung auf letzterem Wege als möglich zugestanden werden muss, so ist sie doch jedenfalls von verschwindender Bedeutung. Das nämliche gilt von der ganzen Annahme der Verdünnungs- und Verdichtungswellen im mittleren und inneren Ohr. Dass solche Wellen hier neben den Beugungswellen existiren ist unzweifelhaft; ebenso gewiss ist es aber, dass sie neben diesen nicht in Betracht fallen.

Politzer fand, dass bei Verdichtung der Luft in der Trommelhöhle von der Tuba aus das Wasser in einem mit dem Labyrinthinhalt verbundenen Manometer um $1^1/_2$—3 Mm. stieg, bei Verdichtung der Luft im äussern Gehörgang konnte, wenn die Tuba geöffnet war, der Druck nur um $^1/_2$—1 Mm. und nach Durchschneidung des Gelenks zwischen Ambos und Steigbügel gar nur um $^1/_4$ Mm. erhöht werden. Ebenfalls eine Druckerhöhung wurde bei Contraction des tensor tympani in Folge von Trigeminusreizung beobachtet. Schlingbewegungen veranlassten eine negative Schwankung um 1—3 Mm. Manche Formen von Schwerhörigkeit Ohrentönen u. dergl. glaubt Politzer auf eine Steigerung des Luftdrucks in der Trommelhöhle bei bleibendem Verschluss derselben zurückführen zu dürfen.

Die Schallleitung durch die Kopfknochen haf Ed. Weber studirt, indem er das Trommelfell durch Anfüllen des äussern Gehörgangs mit Wasser schwingungsunfähig machte. Wegen der Lage der Schneckennerven an festen Theilen vermuthet Weber, dass hierbei der Schall vorzugsweise zu diesen gelangen werde. Die eigene Stimme pflanzt sich wahrscheinlich theils ebenfalls durch die Kopfknochen theils durch die Tuba zum innern Ohr fort *).

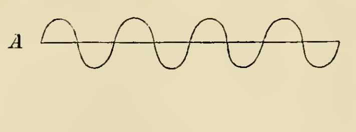
§. 226. Die Gehörsempfindungen.

Die äusseren Eindrücke, die unsere Gehörsempfindungen veranlassen, bezeichnen wir im Allgemeinen als Schall, und wir unterscheiden als besondere Formen des Schalls den Klang und das Geräusch. Der Klang ist ein Schall, der gleichmässig und unveränderlich andauert; das Geräusch dagegen besteht aus einem schnellen Wechsel verschiedenartiger Schallempfindungen. Aus verschiedenartigen, einander störenden

*) J. Müller, Handbuch der Physiologie. Ed. Weber, Berichte der Leipziger Ges. der Wissenschaften, 1851. Politzer, Wiener Sitzungsberichte, 1861.

Klängen lässt sich ein Geräusch zusammensetzen. Der Klang kann daher der einfachen Farbe, das Geräusch dagegen dem zusammengesetzten Lichte verglichen werden.

Der Klang wird durch eine regelmässige periodische Schwingungsbewegung der Luft erzeugt. Von der Dauer oder Zahl der regelmässig auf einander folgenden Schwingungen hängt die Tonhöhe ab: ein Ton ist um so höher, je kleiner die Schwingungdauer (die Zeit einer einzigen Hin- und Herbewegung) oder je grösser die Schwingungszahl (die in einer Secunde vorhandene Anzahl der Schwingungen) ist. Bei einer und derselben Schwingungsdauer kann nun aber eine sehr verschiedene Weite oder Amplitude der Schwingungen vorhanden sein; eine Klaviersaite z. B. macht, wenn man sie anschlägt, anfänglich Schwingungen von grösserer, dann von immer kleiner werdender Amplitude, während doch die Zahl der Schwingungen dieselbe bleibt. Wir beobachten hierbei, dass mit abnehmender Amplitude sich die Stärke des Klangs vermindert. Die Klangstärke wächst also mit der Schwingungsweite. Ausser der Tonhöhe und der Stärke des Klangs unterscheiden wir an demselben noch eine weitere Eigenthümlichkeit, durch welche wir meistens die Quelle, von welcher er stammt, unmittelbar mit Hülfe der Empfindung zu erkennen vermögen. Diese Eigenthümlichkeit, durch welche wir z. B. wahrnehmen, ob der Klang von einer Violine, Clarinette, Oboe oder von irgend einem andern musikalischen Instrumente herrührt, nennt man die Klangfarbe. Sie beruht darauf, dass eine gleichmässige und periodische Schwingungsbewegung abgesehen von der verschiedenen Dauer und der verschiedenen Amplitude auch noch in Bezug auf die Form der einzelnen Perioden differiren kann. So sind z. B. in A und B (Fig. 118) Schwingungsweite und Schwingungsdauer vollkommen gleich, aber die Form der Schwingungen ist in beiden Fällen sehr abweichend.



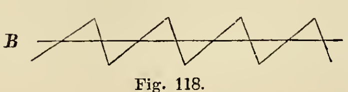


Fig. 118.

Wir unterscheiden somit an dem Klang 1) die Tonhöhe, 2) die Klangstärke und 3) die Klangfarbe, und wir haben zurückgeführt 1) die Tonhöhe auf die Schwingungsdauer, 2) die Klangstärke auf die Schwingungsweite und 3) die Klangfarbe auf die Schwingungsform. Diese drei Factoren, die alle Unterschiede der musikalischen Klänge erklären, lassen sich aber, wie sowohl die objective Untersuchung der Schallbewegnng als die subjective Untersuchung der Schallempfindung zeigt, auf bloss zwei, nämlich auf Schwingungsdauer und Schwingungsweite, zurückführen, indem sich nachweisen lässt, dass die Schwingungsform bloss aus einer Superposition von Schallwellen verschiedener Schwingungsdauer und Schwingungsweite besteht, wobei aber jede einzelne die-

ser Schallwellen, in die schliesslich die Schwingungsform aufgelöst werden kann, die gleiche einfache Form zeigt. Diese einfache Form der Schallwelle, in die jede zusammengesetztere Form sich zerlegen lässt, ist oben in Fig. 118 A dargestellt. Sie ist dadurch gekennzeichnet, dass bei ihr die Hin- und Herbewegung der Lufttheilchen genau der Pendelbewegung entspricht, d. h. dass die Geschwindigkeit eines jeden schwingenden Theilchens ganz nach demselben Gesetze wie die Geschwindigkeit des Pendels zuerst nach der einen Richtung und dann nach der entgegengesetzten Richtung zu- und wieder abnimmt.

Das Resultat einer solchen pendelartigen Bewegung der Lufttheilchen nennen wir einen einfachen Ton. Der einfache Ton kann nur nach Höhe und Stärke (Schwingungsdauer und Schwingungsweite) verschieden sein. Unsere musikalischen Instrumente zeigen immer mehr oder weniger Klangfarbe, geben also nie wirklich einfache Töne. Dagegen lässt sich nach Helmholtz eine Bewegung der Luft erzeugen, die der einfachen Pendelbewegung sehr nahe kommt, wenn man eine angeschlagene Stimmgabel vor eine Resonanzröhre hält, welche auf den Ton der Stimmgabel abgestimmt ist. Solch' ein einfacher Ton klingt sehr weich und dumpf und hat am meisten Aehnlichkeit mit dem Ton der Flöte oder dem U der menschlichen Stimme. Ein zusammengesetzter Ton oder ein Klang entsteht nun, indem die Schallquelle gleichzeitig mehrere Wellensysteme von verschiedener Schwingungsdauer und Schwingungsweite erzeugt, die, indem sie sich summiren, eine Schwingungsform geben. welche von der Pendelform der einfachen Töne abweicht. Nehmen wir z. B. an, die Schallquelle bringe zwei einfache Töne hervor, von denen der eine die doppelte Schwingungszahl, aber eine viel geringere Schwingungsweite hat, wie dies in Fig. 119 durch

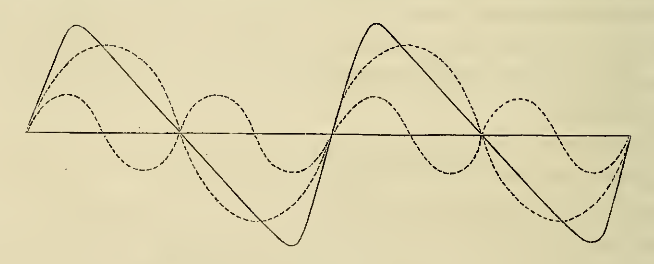


Fig. 119.

die beiden mit unterbrochenen Linien gezeichneten Curven dargestellt ist, so wird der zusammengesetzte Ton die Schwingungsform der ausgezogenen Curve haben. Eine solche Schwingungsform kann man z. B. erzeugen, wenn man eine Saite so in Schwingungen versetzt, dass zunächst die Saite als ganze, dann aber auch jede Hälfte derselben in schwächerem Grade für sich schwingt. Die Schwingungen der ganzen Saite erzeugen den grösseren, die Schwingungen ihrer Hälften erzeugen

den kleineren, doppelt so häufigen Wellenzug. Aehnlich lässt sich neben der ganzen Saite jedes Dritttheil, Viertheil u. s. f. in besondere Schwingungen versetzen. Auf diese Weise entstehen an allen musikalischen Instrumenten neben dem einfachen Ton, dem Grundton, immer schwächere Nebentöne, oft in sehr grosser Zahl, die dann sehr complicirte Schwingungsformen geben. Diese Nebentöne sind aber, wie sich aus dem Vorhergehenden ergibt, stets höhere Töne als der Grundton, wesshalb man sie auch als Obertöne bezeichnet, und ihre Schwingungszahl steht zu derjenigen des Grundtons stets in einem einfachen Verhältnisse. Man kann dieses Gesetz auch folgendermassen ausdrücken: Jede beliebige regelmässig periodische Schwingungsform kann aus einer Summe von einfachen Schwingungen zusammengesetzt werden, deren Schwingungszahlen ein-, zwei-, drei-, vier- u. s. w. mal so gross sind als die Schwingungszahl der gegebenen Bewegung.

Wir bringen die einfachen Töne schon unmittelbar in der Empfindung in eine Reihe, die Tonreihe, indem wir nicht nur die grössere und geringere Schwingungsdauer als Tiefe und Höhe der Töne unterscheiden, sondern indem wir auch zugleich den Grad der Tonhöhe schon in der Empfindung feststellen. Der Ausdruck dieses in der Empfindung gelegenen quantitativen Masses der Tonhöhen ist die musikalische Scala. Die Hauptabstufungen, welche diese Scala unterscheidet, sind mit den Verhältnissen ihrer Schwingungszahlen folgende:

Grundton	Secunde	Terz	Quart	Quinte	Sext	Septime	Octave
1	$^9/_8$	$^5/_4$	$^4/_3$	$^3/_2$	$^5/_3$	$^{15}/_8$	2

Auf je eine Schwingung des Grundtons kommen $^9/_8$ der Secunde, $^5/_4$ der Terz u. s. w. Diese Verhältnisszahlen bleiben für die ganze musikalische Scala die nämlichen, d. h. gleichen relativen Zunahmen der Schwingungszahlen entsprechen gleiche absolute Abstufungen der Tonhöhen. Somit gilt das psycho-physische Gesetz, welches wir bei der Intensität fast aller Empfindungen aufgefunden haben, auch für die Qualität der Tonempfindungen. Die Hülfsmittel, durch welche uns diese Abstufung der Tonhöhen möglich wird, sind noch nicht sicher nachgewiesen. Vielleicht gelangen wir zu jener quantitativen Unterscheidung der Tonhöhen durch die Muskeln des mittlern Ohrs, namentlich den Trommelfellspanner, welcher nach Massgabe der Tonschwingungen das Trommelfell schwächer oder stärker spannt, um demselben das Mitschwingen möglich zu machen.

Die zuletzt erwähnte Hypothese ist von E. Mach aufgestellt worden. Sie steht namentlich in gutem Einklang mit den über die räumliche Ordnung der Gesichtsempfindungen ermittelten Thatsachen. Hier wie dort bedürfen wir intensiv abgestufter Bewegungsempfindungen, um die Sinnesempfindungen in eine den objectiven Eindrücken entsprechende Ordnung zu bringen. Diese Ordnung führt, den besonderen Verhältnissen der Sinnesorgane entsprechend, dort zur räum-

lichen Wahrnehmung, hier zur Tonreihe. Insbesondere erklärt sich nach dieser Hypothese auch die Gültigkeit des psycho-physischen Gesetzes für die Tonhöhe, da dies dann nur eine Folge der Gültigkeit desselben Gesetzes für die Bewegungsempfindungen ist *).

Wie die Schwingungsform eines Klanges objectiv in eine Reihe einfacher Töne mit pendelartigen Schwingungen zerlegt werden kann, genau ebenso vermag auch das Ohr den Klang zu zerlegen, die einfachen Töne, die denselben zusammensetzen, aus ihm herauszuhören. Aus dem oben angegebenen Gesetz, wornach jeder Ton von Obertönen mit der 2, 3, 4fachen Zahl Schwingungen begleitet ist, folgt, dass der zweite, viere und achte Partialton höhere Octaven des Grundtons sind, während der dritte Partialton die Duodecime (die Quinte der nächst höhern Octaven) des Grundtons, der sechste die höhere Octave dieser Duodecime, der fünfte die Terz und der siebente die kleine Septime der zweiten höhern Octave des Grundtons ist. Man kann diese Nebentöne, von denen jedoch die höheren meistens sehr schwach sind, wahrnehmen, wenn man auf einem musikalischen Instrument zuerst den betreffenden Oberton für sich angibt und dann den Klang, in welchem derselbe zu unterscheiden ist. Noch leichter wird die Unterscheidung durch die Anwendung von Resonatoren. Es sind dies gläserne Hohlkugeln oder Röhren mit zwei Oeffnungen, deren eine in den Gehörgang gesteckt, die andere nach der Schallquelle gerichtet wird. Die Luft in diesen Resonatoren schwingt in denselben Perioden wie die äussere Luft, nur ist die Intensität der Pendelschwingungen desjenigen Theiltons, der dem Eigenton des Resonators entspricht, bedeutend verstärkt. Mittelst solcher Resonatoren kann man auch aus Geräuschen einzelne Partialtöne deutlich heraushören, woraus folgt, dass das Geräusch ebenfalls aus einer Summe von Tönen mit einfachen pendelartigen Schwingungen zusammengesetzt ist. Doch wird bei den Geräuschen die Auffassung der Töne dadurch gehindert, dass die einzelnen Töne nicht wie im Klang ruhig neben einander fliessen, sondern dass sie gegenseitig sich stören. Die Einzeltöne eines Geräuschs sind nämlich nicht um bestimmte Vielfache eines Grundtons von einander unterschieden, sondern in dem Geräusch sind Töne mit einander gemischt, deren Schwingungen in ganz unregelmässigen Zahlenverhältnissen zu einander stehen. Namentlich also klingen in dem Geräusch auch solche Töne neben einander, deren Schwingungszahlen wenig von einander differiren. Solche Töne erzeugen Dissonanz, und das Geräusch besteht lediglich aus mehr oder weniger gehäuften Dissonanzen.

Das Wesen der Dissonanz hängt innig mit den Erscheinungen der Interferenz der Töne zusammen. Wenn zwei Töne von derselben Zahl und Amplitude der Schwingungen erklingen, deren Schwingungsperioden zugleich vollständig zusammenfallen, so hört das Ohr nur einen Ton,

*) E. Mach, Sitzungsber. der Wiener Akademie, Bd. 48.

aber in verdoppelter Stärke. Wenn dagegen die zwei gleichen Töne (ab und cd, Fig. 120) um eine halbe Wellenlänge gegen einander ver-

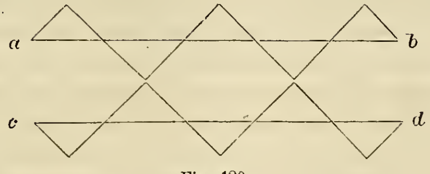


Fig. 120.

schoben sind, so dass der Wellenberg des einen mit dem Wellenthal des andern zusammenfällt und umgekehrt, so heben die zwei entgegengesetzten Luftbewegungen sich auf, und das Ohr hört keinen Ton. Laufen nun aber zwei Wellenzüge neben einander her, deren Schwingungszahlen nicht völlig übereinstimmen, so wird weder jemals eine gleichmässige Verstärkung noch eine gleichmässige Schwächung des Tons entstehen können, sondern es werden unter allen Umständen Verstärkung und Schwächung des Stroms mit einander abwechseln. Nehmen wir z. B. an, es liefen zwei Wellenzüge neben einander her, die um eine Schwingung in einer gegebenen Zeiteinheit verschieden seien (a b und c d Fig. 121), so wird ein Wellenberg des einen Tons einmal

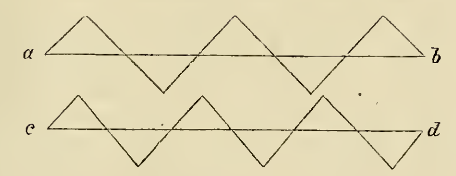


Fig. 121.

(bei b und d) mit einem Wellenthal und einmal (bei a und c) mit einem Wellenberg des andern Tons zusammentreffen, es wird also eine Ab- und Zunahme des Klangs in der Zeiteinheit erfolgen, und es ist einleuchtend, dass, wenn die beiden Wellenzüge um zwei, drei, vier Schwingungen verschieden sind, auch zwei, drei, vier Ab- und Zunahmen eintreten. Man bezeichnet diese durch partielle Interferenz erzeugten Ab- und Zunahmen der Klangstärke als Schwebungen. Zwei zusammenklingende Töne erzeugen ebenso viel Schwebungen in der Secunde, als ihre Schwingungszahlen verschieden sind. Der unangenehme Eindruck, welchen die Dissonanz hervorruft, hat in den Schwebungen seinen Grund. Folgen sich die Schwebungen sehr rasch, gehen namentlich mehrere Schwebungen verschiedener Tonmassen neben einander her, so wird es dem Ohr unmöglich die einzelnen Töne von einander zu unterscheiden, und der Klang geht allmälig in ein rasselndes Geräusch über. Die Dissonanz ist am schärfsten, wenn etwa 30 Schwebungen in der Secunde vorhanden sind, betragen dieselben gegen 130 in der Sec., so verwischt sich die Dissonanz, indem die Schwebungen nicht mehr wahrgenommen werden.

Bei den musikalischen Klängen sind es gewöhnlich nicht die einfachen Töne für sich, welche Schwebungen erzeugen, sondern diese entstehen fast immer durch die ihnen die Klangfarbe gebenden Obertöne. Es ist klar, dass, wenn zwei mit Obertönen versehene Klänge zusammen angegeben werden, Schwebungen entstehen können, sobald je zwei Obertöne der beiden Klänge oder der Grundton des einen Klangs und ein Oberton des andern sich hinreichend nahe liegen. Zwei Töne, die um eine Octave, Duodecime oder Quinte von einander abstehen, bilden keine Schwebungen zusammen, indem die ihnen sich beimengenden Obertöne hinreichend verschieden sind. Die übrigen musikalischen Intervalle bilden dagegen mehr oder weniger starke Schwebungen, am meisten unter ihnen nähert sich die Quarte der vollkommnen Consonanz, nach ihr erst die grosse Sexte und grosse Terz, zuletzt die kleine Terz und kleine Sexte.

Neben den Obertönen kann, namentlich bei den tieferen Tönen der musikalischen Scala, noch eine zweite Sorte von Tönen Ursache von Dissonanzen werden. Es sind dies die so genannten Combinationstöne. Sie zeichnen sich dadurch vor den Obertönen aus, dass sie nicht bei einem einzigen Klang sondern nur beim Zusammentönen zweier Klänge vorkommen. Das Auftreten dieser Töne hat darin seinen Grund, dass das Gesetz, wornach verschiedene Schwingungsbewegungen der Luft sich einfach addiren, seine strenge Gültigkeit verliert, sobald die Schwingungen nicht mehr sehr klein sind. Dann nämlich entstehen, wenn zwei Töne zusammen angegeben werden, ausser der Luftbewegung, welche den beiden einzelnen Schwingungsbewegungen entspricht, noch als resultirende Effecte schwächere Schwingungen, die theils gleich der Differenz, theils gleich der Summe der Schwingungen beider Einzeltöne sind. Die Combinationstöne zerfallen daher in Differenztöne und in Summationstöne, beide können sowohl durch die Grundtöne als durch Obertöne derselben hervorgerufen werden, und man unterscheidet darnach Combinationstöne erster und höherer Ordnung, von denen die letzteren natürlich die weitaus schwächeren sind. Es leuchtet ein, dass die Combinationstöne gerade so wie die Obertöne die Ursache von Schwebungen werden können, sobald nur die Schwingungszahlen derselben wenig von einander differiren. Ganz besonders hört man die Schwebungen der Combinationstöne bei einfachen Tönen, die möglichst von Obertönen befreit sind, hier allein hört man namentlich auch die Combinationstöne höherer Ordnung.

Zur Untersuchung der Abhängigkeit der Tonhöhe von der Zahl der Luftschwingungen dient bekanntlich die Sirene, ein Instrument, bei welchem über einem Luftstrom eine mit Löchern versehene Scheibe bewegt wird, so dass der Luftstrom gerade so oft unterbrochen wird, als während derselben Zeit durchlöcherte und undurchlöcherte Stellen der Scheibe mit einander abwechselten. Für die Beobachtung des Zusammenklangs verschiedener Töne bedient man sich der Dop-

pelsirene von Helmholtz. Mittelst derselben lassen sich namentlich die Erscheinungen der Interferenz und der Schwebungen gut beobachten, indem nicht nur verschiedene Grundtöne gleichzeitig sich angeben lassen, sondern auch eine beliebige Phasendifferenz der angegebenen Grundtöne hergestellt werden kann. Rücksichtlich der näheren Beschreibung dieses Instrumentes vergl. das unten citirte Werk von Helmholtz (S. 241 u. 591).

Man hielt früher die Schwingungsform für eine besondere, nicht weiter zu zergliedernde Eigenthümlichkeit des Tons. Von Ohm wurde zuerst die Regel aufgestellt, dass jede Klangmasse in eine Summe einfacher pendelartiger Schwingungen zerlegt werden kann. Helmholtz hat dann, indem er die Methoden zur leichteren Hörbarkeit der Obertöne auffand, gezeigt, dass das Ohr selbst diese Analyse zusammengesetzter Klänge in einfache Töne ausführt. Ebenso wurde von Helmholtz die frühere unrichtige Meinung rücksichtlich der Combinationstöne, die man für bloss subjective Töne hielt, widerlegt und nachgewiesen, dass dieselben objectiven Ursprungs sind. Rücksichtlich der Anwendung der hier in ihren Hauptzügen dargestellten Lehren der physiologischen Akustik auf die Aesthetik und Praxis der Tonkunst müssen wir auf das Helmholtz'sche Werk verweisen *).

Die Eigenthümlichkeiten des Gehörsinns müssen in der Beschaffenheit der die Schallbewegung auffassenden empfindenden Elemente begründet sein. Wie wir in §. 224 gesehen haben, sind die Enden des Hörnerven mit einer grossen Zahl von Endapparaten verbunden, welche eine solche Beschaffenheit besitzen, dass sie, wenn ein äusserer Ton erklingt, in Mitschwingungen gerathen können. Zugleich müssen es verschiedene Endapparate sein, welche durch verschieden hohe Töne in Schwingungen versetzt werden. Man kann mit Wahrscheinlichkeit annehmen, dass die Corti'schen Fasern in der Schnecke die Organe für die Perception der verschiedenen Tonhöhen sind, während die Härchen der Ampullen vermuthlich nur durch unregelmässige Geräusche in Erregung versetzt werden. Man muss nach dieser Hypothese voraussetzen, dass die Stimmung der einzelnen Corti'schen Fasern eine verschiedene sei. Doch ist dabei nicht nothwendig anzunehmen, dass jeder einzelnen wahrnehmbaren Tonhöhe auch eine besondere Faser entspricht. Nach den Gesetzen des Mitschwingens muss vielmehr ein Ton auch solche Fasern, deren Stimmung nur ihm nahe steht, in Mitschwingung versetzen. Hieraus und aus dem grossen Reichthum Corti'scher Fasern, den wir in der Schnecke vorfinden, erklärt sich leicht die Feinheit und der Umfang der uns wahrnehmbaren Tonabstufungen. Die untere Grenze der Tonhöhen, die unser Ohr aufzufassen vermag, liegt bei etwa 30 Schwingungen in der Secunde, die obere Grenze bei 36000 Schwingungen. Dazwischen ist die Feinheit der Tonabstufung so gross, dass nach E. H. Weber geübte Musiker noch einen Unterschied der Tonhöhe wahrnehmen können, der dem Schwingungsverhältniss 1000 zu 1001 entspricht.

---

*) Helmholtz, die Lehre von den Tonempfindungen, Braunschweig 1862.

Nach Kölliker sind etwa 3000 Corti'sche Fasern in der menschlichen Schnecke enthalten. Helmholtz berechnet hieraus, dass ungefähr $33^1/_3$ Fasern auf jeden halben Ton kommen. Das oben angegebene Verhältniss von 1000:1001 Schwingungen würde etwa 64 Fasern auf jeden halben Ton nöthig machen. Diese Differenz kann man sich, wie oben angedeutet, leicht aus den Gesetzen des Mitschwingens erklären, da durch einen Ton, dessen Höhe zwischen der von zwei benachbarten Corti'schen Fasern liegt, beide in Mitschwingung gerathen können, und die Resultirende dieser gleichzeitigen Schwingungen kann als ein besonderer Ton aufgefasst werden *).

Die verschiedene Function der Endapparate einerseits im Vorhof und den Ampullen, anderseits in der Schnecke erschliesst man aus ihrer ganzen Beschaffenheit. Die Härchen in den Ampullen sind von zu geringer Masse, als dass sie lang in ihrer Bewegung verharren könnten, sie sind also wohl geeignet einzelnen Stössen nachzugeben, nicht aber in regelmässige Schwingungen zu gerathen. Weit eher können wir uns denken, dass die Corti'schen Fasern regelmässiger Schwingungen fähig sind. Doch brauchen auch hier die Schwingungen keineswegs lange anzudauern. Im Gegentheil beweist die Beobachtung, dass dieselben sehr schnell gedämpft werden müssen. Wir finden beim Gehör eine weit kürzere Nachempfindung als beim Auge. Es geht dies namentlich daraus hervor, dass auch bei sehr schnellem Trillern die einzelnen Töne noch von einander geschieden werden können, vorausgesetzt dass sie nicht objectiv sich vermengen. —

Schliesslich wollen wir hier noch kurz die aus den erörterten Thatsachen sich ergebenden eigenthümlichen Uebereinstimmungen und Verschiedenheiten zwischen Gehörs- und Gesichtsinn berühren. Ton, Klang und Geräusch verhalten sich etwa zu einander wie Grundfarbe, objectiv einfache Farbe und gemischtes Licht. Aus einer Anzahl einfacher Töne, die in bestimmten Zahlenverhältnissen zu einander stehen, setzt sich der Klang, aus einer Menge ungeordneter Klänge setzt sich das Geräusch zusammen. Der wesentliche Unterschied des Gehörs- vom Gesichtsinn besteht theils in der grossen Zahl unterscheidbarer Töne gegenüber der kleinen Zahl von Grundempfindungen des Auges theils in der Möglichkeit, die einzelnen einfachen Töne aus einer zusammengesetzten Klangmasse herauszuhören, während die Farbenmischungen untrennbar verschmelzen.

§. 227. Die Gehörsvorstellungen.

Wir beziehen die Gehörsempfindungen im Allgemeinen auf äussere schallerzeugende Objecte. Doch geschieht die Localisation der Gehörseindrücke weit unvollkommner als die Localisation der Gesichtseindrücke. Wir vermögen durch das Ohr allein nur die Richtung des Schalls aufzufassen, aber erst andere Sinne, namentlich das Auge, können uns Aufschluss geben über die Entfernung des schallerzeugenden Gegenstands.

Die zwei Hülfsmittel, durch welche wir die Richtung des Schalls erkennen, sind das Trommelfell und die Ohrmuschel. Durch das Trommelfell gewinnen wir überhaupt erst die Vorstellung, dass der Schall von aussen herkommt. Füllt man den äussern Gehörgang mit Wasser an, so werden, wie Ed. Weber beobachtet hat, starke Schalleindrücke

*) Helmholtz a. a. O.

so gehört, als wenn sie im Ohr selber entstünden. Es hat dies darin seinen Grund, dass hierbei nur noch die Schallleitung durch die Kopfknochen möglich ist, und dass sonst bloss solche Schalleindrücke ausschliesslich durch die Kopfknochen geleitet werden, welche im Kopfe selbst entstehen. Ausserdem dient das Trommelfell, um zu entscheiden, ob der Schall von rechts oder von links herkommt, indem wir, wahrscheinlich in Folge der Thätigkeit des Trommelfellspanners, ein Bewusstsein davon haben, ob vorwiegend das rechte oder das linke Trommelfell in Schwingungen versetzt wurde. Die Ohrmuschel verschafft uns durch die Reflexion der Schallwellen, die an ihr stattfindet, darüber Aufschluss, ob der Schall von vorn oder von hinten kommt; wir verlieren daher das Urtheil über die Schallrichtung, wenn die Ohrmuschel dicht am Kopf befestigt wird; ja unser Urtheil kann sogar geradezu verkehrt werden, wenn wir uns eine künstliche Ohrmuschel ansetzen, welche die umgekehrte Stellung der natürlichen hat. Gewöhnlich hören wir den von vorn kommenden Schall deutlicher, weil er vollständiger im Gehörgang gesammelt wird. Aendern wir daher die Verhältnisse, so dass der von hinten kommende Schall deutlicher wird, so wird damit unser Urtheil über die Schallrichtung ein verkehrtes *).

4. Geruch- und Geschmacksinn.

§. 228. Der Geruchsinn.

Das Geruchsorgan besteht aus den beiden Nasenhöhlen und den damit in Verbindung stehenden Nebenhöhlensystemen. Zur Perception der Geruchseindrücke dienen aber nur die obersten Partieen der beiden Haupthöhlen, in welchen sich die Enden des Geruchsnerven ausbreiten, nämlich der oberste Theil der Scheidewand und die obere und ein Theil der mittleren Muschel. Man bezeichnet diese Partie als die regio olfactoria. Die Schleimhaut ist hier durch eine bräunliche Färbung ausgezeichnet, welche theils von in den Epithelzellen enthaltenen Pigmentkörnchen, theils von dem Inhalt der hier unter der Schleimhaut liegenden schlauchförmigen Drüsen (der so genannten Bowman'schen Drüsen) herrührt. Sehr eigenthümlich verhält sich das Epithel der regio olfactoria. Das die übrige Nasenschleimhaut überziehende Flimmerepithel hört nämlich dort auf und macht einer Lage langer cylindrischer Zellen Platz, welche gegen die Schleimhaut hin mit langen fadenartigen Ausläufern endigen. Zwischen diesen Epithelzellen liegen die eigentlichen Endorgane des Riechnerven. Es sind dies mitten im Epithel gelegene Zellen von spindelförmiger Gestalt, die Riechzellen, welche wahrscheinlich in die Kategorie der Nervenzellen gezählt werden müssen

*) Ed. Weber, Berichte der Leipziger Gesellschaft, 1851.

(analog der Nervenzellenschichte der Netzhaut), und welche sowohl nach der freien Oberfläche als in das Parenchym der Schleimhaut eigenthümliche Fortsätze schicken. Aus jeder Zelle entspringt nämlich an dem gegen die freie Fläche gekehrten Pol ein langer stäbchenförmiger Fortsatz, der bei dem Menschen und den Säugethieren nach Schultze ein abgestumpftes, etwas über die Epithelfläche hervorragendes Ende hat, während er bei den Amphibien und Vögeln lange Cilien führt. Aus dem gegen das Parenchym gekehrten Pol der Riechzelle kommt ein feiner, mit Varicositäten versehener Fortsatz hervor, der ohne Zweifel eine Primitivfibrille des Riechnerven ist, obgleich sein Zusammenhang mit dem letztern bis jetzt noch nicht direct erwiesen werden konnte.

Die Erregungsmittel des Geruchsnerven sind die Riechstoffe. Es sind dies immer gasförmige Stoffe, die meistens schon in sehr beträchtlicher Verdünnung Geruch hervorrufen. Dass die gewöhnlichen Nervenreize, der mechanische, elektrische Reiz, bei ihrer Einwirkung auf den Geruchsnerven Riechempfindungen hervorrufen, scheint wahrscheinlich, ist aber noch nicht sicher nachgewiesen. Ueber die Ursachen der Geruchsverschiedenheiten ist kaum etwas bekannt, da die verschiedensten Stoffe häufig die nämlichen Gerüche erregen. Wir sind bis jetzt weder im Stande, bestimmte Qualitäten der Geruchsempfindung von einander zu trennen, noch vermögen wir die Intensität der Geruchsreize zu bestimmen. In letzterer Beziehung ist nur bekannt, dass von vielen Riechstoffen quantitativ nicht mehr nachweisbare Spuren genügen, um eine deutliche Geruchsempfindung zu veranlassen. Uebrigens ermüdet der Riechnerv sehr bald; einen Geruch, der längere Zeit eingewirkt hat, empfinden wir daher schwächer und schliesslich gar nicht mehr. Wirken gleichzeitig verschiedene Riechstoffe auf eine und dieselbe Geruchsschleimhaut, so entsteht eine Mischempfindung. Wirken aber zwei Riechstoffe so ein, dass der eine ausschliesslich auf die rechte, der andere auf die linke Geruchsschleimhaut applicirt wird, so entsteht keine Mischempfindung sondern ein Wechsel zwischen beiden Empfindungen.

Die Geruchsempfindungen werden nur sehr unvollkommen, und meistens erst mit Hülfe der andern Sinne, auf die Vorstellung äusserer riechender Objecte zurückgeführt. Es hat dies darin seinen Grund, dass die Gerüche leicht das Gefühl des Angenehmen oder Unangenehmen erregen und also zunächst mehr auf einen Zustand des Subjects als auf ein äusseres Object bezogen werden. Viele Geruchsempfindungen werden sogar gewöhnlich nicht einmal als Gerüche aufgefasst, sondern mit Geschmacksempfindungen verwechselt. Diese Verwechslung ist durch die sehr häufige gleichzeitige Thätigkeit der beiden Sinnesorgane veranlasst, wobei nothwendig dasjenige Organ mehr in den Vordergrund des Bewusstseins tritt, welches sich mehr in activer Thätigkeit befindet.

Ueber die Endorgane des Geruchsnerven und die eigenthümliche Structur

der Riechschleimhaut haben uns die Untersuchungen von Ecker, Eckhard und Max Schultze Aufschluss gegeben. Die Physiologie des Geruchsinns befindet sich dagegen noch in sehr mangelhaftem Zustand. Es ist noch kein Versuch gemacht, die scheinbar unendliche Mannigfaltigkeit der Gerüche auf eine bestimmte Zahl einfacher Geruchsempfindungen zurückzuführen; ebenso wenig besitzen wir ein Mass für die Intensität unserer Geruchsempfindungen. Valentin hat von einzelnen Riechstoffen annähernd diejenige Menge zu bestimmen gesucht, die eine eben merkliche Empfindung veranlassen. Er ermittelte hiezu die Menge von Stoff, welche in einem durch die Nase streichenden Luftvolum enthalten war, und schätzt hiernach, dass bei gleichmässiger Vertheilung über die Riechflächen 0,0016 Milligr. Brom, 0,02 Phosphorwasserstoff, 0,002 Schwefelwasserstoff und 0,00005 Rosenöl erforderlich sind *).

§. 229. Der Geschmacksinn.

Das Hauptorgan des Geschmacksinns ist die Zunge; ausser ihr kann noch der obere Theil der Vorderfläche des weichen Gaumens, der untere Theil des vordern Gaumenbogens und nach der Behauptung Mancher auch die hintere Fläche des weichen Gaumens und der Schlund Geschmacksempfindungen vermitteln. Der wesentliche Geschmacksnerv ist der Glossopharyngeus und neben ihm höchst wahrscheinlich der Zungenast des Trigeminus. Der erstere verbreitet sich an der Wurzel der Zunge, am weichen Gaumen und Schlund, der letztere versorgt die ganze vordere Zungenpartie. An der Zunge endigen die Nerven grösstentheils in den Papillen. Von den drei Formen der Papillen, den fadenförmigen, schwammförmigen und umwallten, sind die letzteren, die an der Zungenwurzel sich befinden, die nervenreichsten. Ob die in den Papillen gefundenen Endkolben die eigentlichen Endorgane des Geschmacksinns sind, oder ob deren andere noch unentdeckte existiren, bleibt vorerst unentschieden.

Als Erregungsmittel des Geschmacksorgans dienen vorzugsweise gewisse gelöste Substanzen, die Schmeckstoffe. Die Geschmäcke, welche durch verschiedene dieser Stoffe erregt werden können, zerfallen, so viel bekannt ist, in vier Kategorieen: das Süsse, Salzige, Laugenhafte, Sauere und Bittere. Nach Analogie mit Auge und Ohr muss angenommen werden, dass für jede dieser Qualitäten der Geschmacksempfindung besondere Endorgane existiren. Vielleicht sind diese Endorgane in etwas verschiedenem Mengenverhältniss über die einzelnen Theile der Geschmacksfläche ausgebreitet. So wird an der Zungenwurzel vorzugsweise das Bittere geschmeckt, während die Zungenränder für das Saure und die Zungenspitze für das Süsse hauptsächlich empfindlich sind. Ein fernerer Unterschied zwischen den einzelnen Geschmäcken besteht darin,

*) Max Schultze, Monatsberichte der Berliner Akademie, 1856. Valentin, Lehrbuch der Physiologie, Bd. 2.

dass sie nach der Einwirkung auf die Geschmacksfläche mit verschiedener Geschwindigkeit zur Wahrnehmung kommen. So soll der salzige Geschmack vor dem süssen, dieser vor dem sauren, und der letztere vor dem bittern wahrgenommen werden. Es scheint demnach, dass für die einzelnen Geschmäcke ähnliche Unterschiede im Verlauf der Erregung existiren, wie sie beim Auge für die verschiedenen Grundfarben nachgewiesen sind. Die Stärke des Geschmacks wächst nach Valentin (jedenfalls übrigens nur innerhalb gewisser Grenzen) mit der Concentration der Lösungen an schmeckbaren Stoffen. Ausserdem ist sie grösser, wenn contrastirende Geschmäcke etwa vorher eingewirkt haben; sie nimmt dagegen ab durch Ermüdung, d. h. durch längere Einwirkung des nämlichen Geschmacksreizes.

Früher wurde häufig der Glossopharyngeus für den einzigen Geschmacksnerven angesehen. Verschiedene Gründe machen aber die von Longet, Schiff u. A. vertheidigte Ansicht wahrscheinlich, dass der Zungenast des Trigeminus gleichfalls Geschmacksnerv sei. Diese Ansicht stützt sich theils darauf, dass der Lingualis Trigemini sich in einem grossen Theil der schmeckenden Oberflächen verbreitet, in welchem Fasern des Glossopharyngeus nicht nachgewiesen sind, theils auf die Ergebnisse von Vivisectionen, wornach Durchschneidung des Lingualis anscheinend den Geschmack am vordern Theil, Durchschneidung des Glossopharyngeus denselben an der Wurzel der Zunge aufheben soll *).

Horn hatte angegeben, die Perception der verschiedenen Geschmacksqualitäten sei in der oben angegebenen Weise in den einzelnen Theilen des Geschmacksorgans localisirt. Schirmer wies dagegen bestimmt nach, dass jeder Theil des Geschmacksorgans wenigstens in gewissem Grad für alle Geschmäcke empfindlich sei. Daraus ist zu schliessen, dass jedenfalls keine strenge Trennung der Endorgane für die einzelnen Geschmäcke existirt, immerhin aber scheint das Mengenverhältniss dieser Endorgane an den einzelnen Theilen ein verschiedenes zu sein. Die Thatsache, dass die Geschmäcke mit verschiedener Geschwindigkeit wahrgenommen werden, hat gleichfalls Schirmer erwiesen. Von Valentin liegen Beobachtungen über die Intensität der Geschmacksempfindungen vor. Aus denselben sind besonders die Angaben über die kleinsten Reize, welche eben noch Geschmack veranlassen, hervorzuheben. Der Minimalreiz liegt für Zucker bei 1,2 proc., für Kochsalz bei 0,2—0,5, für Schwefelsäure bei 0,001 und für schwefelsaures Chinin bei 0,003 proc. in wässriger Lösung **).

Neben den Geschmackstoffen wird gewöhnlich auch noch der galvanische Strom als Geschmacksreiz angeführt. Derselbe erzeugt auf der Seite des positiven Pols einen sauren, auf der Seite des negativen Pols einen schwächeren laugenhaften Geschmack. Diese Geschmacksempfindungen sind nicht durch die aus den Mundflüssigkeiten ausgeschiedenen elektrolytischen Zersetzungsproducte veranlasst, wie schon Volta dadurch bewies, dass er in die Umgebung des positiven Pols eine alkalische Flüssigkeit brachte, welche augenblicklich die Säure

*) Longet, traité de physiologie, t. II.

**) Horn, über den Geschmacksinn des Menschen, Heidelberg 1825. Schirmer, nonnullae de gustu disquisitiones, Greifswald 1856. Valentin, Lehrbuch der Physiologie, Bd. 2.

neutralisirte. Hiermit ist aber nicht ausgeschlossen, dass nicht die Geschmacksempfindung durch die Ausscheidung der elektrolytischen Zersetzungsproducte im Innern des Nerven veranlasst sein sollte, und es ist hiernach die Vermuthung gerechtfertigt, dass immerhin der galvanische Geschmack mit dem chemischen eigentlich identisch sei*).

III. Die Muskelbewegungen.

§. 230. Uebersicht und Eintheilung.

Durch die von den Muskeln bei ihrer Zusammenziehung ausgeübten Kräfte werden Bewegungen zu Stande gebracht, die theils unmittelbar als solche eine wichtige Function im Organismus erfüllen, theils für andere Functionen von Bedeutung sind. Die Bewegungen der letzteren Art, wie die Herzbewegungen, Darmbewegungen u. s. w., haben wir bei den betreffenden Verrichtungen näher erörtert. Hier bleiben uns die erstgenannten Bewegungen, die gleichsam sich selbst Zweck sind, noch zu betrachten übrig. Es sind dies die Seeletbewegungen und die Bewegungen der Stimmorgane. Die ersteren vermitteln die Lageänderungen der einzelnen Theile unseres knöchernen Scelets gegen einander und namentlich die Ortsbewegungen unseres Körpers. Die letzteren erzeugen die Klänge und Geräusche der Stimm- und Sprachlaute.

1. Die Sceletbewegungen.

§. 231. Allgemeine Uebersicht der Sceletbewegungen.

Die Sceletbewegungen sind abhängig von der Art der Verbindung der Scelettheile unter einander und von der Beschaffenheit des Muskelansatzes. Die beweglichen Verbindungen der Scelettheile bezeichnet man als Gelenke. Die Gelenkenden der Knochen sind mit Knorpelschichten bedeckt, welche durch geschlossene seröse Säcke überkleidet werden. Die Gelenkenden erhalten theils durch die hierdurch erzeugte Glättung der Oberflächen theils durch die von der serösen Gelenkmembran ausgesonderte klebrige Flüssigkeit, die Synovia, eine die Bewegung erleichternde Beschaffenheit. Beschränkt wird dagegen die Bewegung, abgesehen von den durch die Form der Gelenkenden sich ergebenden Widerständen, durch die sehnigen Bandmassen, welche aussen die Gelenkkapseln überziehen und die Knochen mehr oder weniger fest an einander heften. Während daher die Form der Bewegungen allein bedingt wird durch die Beschaffenheit der Gelenkflächen, ist der Umfang der

*) Du Bois-Reymond, Untersuchungen über thier. Elektricität, Bd. 1.

Bewegungen abhängig theils von Knochenvorsprüngen theils von Bandverbindungen, welche die nach der Form der Gelenkflächen mögliche Bewegung oft sehr beträchtlich beschränken.

Wir können folgende Hauptformen der Gelenkbewegung unterscheiden, deren jeder zugleich bestimmte Formen der Gelenke entsprechen müssen:

1) Drehung um eine feste Axe. Diese einfachste Gelenkbewegung kommt in einer doppelten Weise vor, entweder als Drehung um eine annähernd horizontale, im Gelenk gelegene Axe, oder als Drehung um eine annähernd verticale, mit der Axe der gegen einander bewegten Knochen nahehin parallele oder zusammenfallende Axe. Die Gelenke ersterer Art bezeichnet man als Gewerb- oder Charniergelenke, die Gelenke letzterer Art als Drehgelenke. Eine wichtige Form des Gewerbgelenks ist das Schraubencharnier. Ein solches ist das Ellenbogengelenk (Ulnargelenk). Die Axe desselben geht durch die beiden Condylen des Oberarms; am Gelenkende des rechten Oberarms ist die Schraube rechts gewunden, am Gelenkende des linken Oberarms ist sie links gewunden. Beispiele von Drehgelenken sind das Gelenk zwischen dem ersten und zweiten Halswirbel und das Gelenk für die Drehung des Vorderarms um seine Längsaxe. Das erstgenannte Gelenk vermittelt die Drehung des Kopfs auf der Wirbelsäule, seine Axe liegt im Zahnfortsatz des zweiten Halswirbels. Das letzgenannte Gelenk, Supinations- und Pronationsgelenk, setzt sich aus mehreren Gelenken oder wenigstens aus mehreren Paaren von Gelenkflächen zusammen. Das wichtigste dieser Gelenke ist das Gelenk zwischen der kopfförmigen Erhabenheit des Oberarms und der entsprechenden Vertiefung des Radius. Die Axe der Bewegung geht von der Mitte dieses Gelenks aus, zieht schräg gegen die Ulnarseite des Vorderarms und endigt am stilförmigen Fortsatz der Ulna. Hülfsgelenke sind die Gelenkverbindungen zwischen dem Kopf des Radius und der Ulna, zwischen dem Kopf der Ulna und dem halbmondförmigen Ausschnitt des Radius einerseits und der cartilago triquetra anderseits. Diese Hülfsgelenke erleichtern die Drehung um die vorhin genannte Axe, welche Drehung selbst zunächst im Hauptgelenk zu Stande kommt.

2) Drehung um zwei feste Axen. Hierher gehören alle diejenigen Gelenke, bei denen die Oberflächen der Gelenkenden in zwei auf einander senkrechten Richtungen eine erheblich verschiedene Krümmung haben. Dabei hat entweder die Oberfläche in diesen beiden Richtungen eine gleichsinnige Krümmung, und nur der Grad derselben (der Krümmungshalbmesser) ist verschieden, oder die Oberfläche ist nach beiden Richtungen in verschiedenem Sinne gekrümmt, also in der einen Richtung convex und in der andern Richtung concav. Zu den Gelenken der ersteren Art gehören das Gelenk zwischen Atlas und Hinterhaupt und das Gelenk zwischen Vorderarm und Handwurzel, bei beiden

ist die Krümmung von rechts nach links mit einem etwas grösseren Halbmesser beschrieben als die Krümmung von vorn nach hinten. Entsprechend diesen beiden Krümmungen sind in beiden Gelenken zwei Hauptdrehungen möglich, eine Vor- oder Rückwärtsbeugung und eine Seitwärtsneigung. Die Gelenke der zweiten Art hat man als Sattelgelenke bezeichnet. Es gehören hierher vorzugsweise die Mittelhandgelenke der Finger. Das ausgesprochenste Sattelgelenk unter ihnen ist das Mittelhandgelenk des Daumens. Das hintere Ende des Daumenknochens ist vom Radial- zum Ulnarrand convex, von der Rücken- zur Hohlhandseite concav gekrümmt, der Handwurzelknochen, auf dem er sich bewegt (os multangulum majus), hat die entgegengesetzten Krümmungen. Die Hauptdrehungen sind demzufolge Beugung und Streckung und Seitwärtsbewegung (Abduction und Adduction des Daumens).

3) Drehung um eine in einer bestimmten Richtung bewegliche Axe. Gelenke, in welchen die Drehung nach diesem Princip geschieht, kann man als Spiralgelenke bezeichnen; der Prototyp derselben am menschlichen Scelet ist das Kniegelenk. Die beiden Condylen des Oberschenkels sind von hinten nach vorn und von rechts nach links gekrümmt. Die erstere Krümmung nimmt von hinten nach vorn beträchtlich zu, dem Abschnitt einer Spirale sich annähernd; wegen dieser veränderlichen Krümmung beschreibt die Drehungsaxe bei der Beugung und Streckung einen Weg, der ebenfalls ein Abschnitt einer Spirale ist. Die Krümmung von rechts nach links ermöglicht eine Promotion und Supination des Unterschenkels, die aber wegen der gespannten Seitenbänder nur in der Beugestellung des Beines ausführbar ist.

4) Drehung um einen festen Punkt. Die Gelenke, in welchen die Drehung nur um einen Punkt geschieht, gestatten die freieste Beweglichkeit. In ihnen kann um eine beliebige entweder während der Bewegung fest bleibende oder wandernde Axe die Drehung erfolgen; die einzige Bedingung ist, dass alle Axen in einem Punkt, dem Drehpunkte, sich durchschneiden. Es gehören hierher ausschliesslich die Kugelgelenke, das Hüftgelenk und das Schultergelenk. Bei ihnen ist das eine Gelenkende ein Theil einer Kugel, das andere ein Theil einer Hohlkugel. Dabei umspannt immer die Hohlkugel eine kleinere Zahl von Winkelgraden als die Kugel.

Keiner bestimmten Classification fügen sich jene unvollkommenen Gelenkverbindungen, bei welchen flache oder schwach gekrümmte Knochenenden durch sehr straffe Bandverbindungen mit einander in Berührung gehalten werden. Es gehören hierher diejenigen Knochenverbindungen, die in der Anatomie als Amphiarthrosen, Symphysen und Synchondrosen bezeichnet werden, z. B. die Verbindungen der Wirbel, der einzelnen Hand- und Fusswurzelknochen, der Beckenknochen, der Rippen und des Brustkastens. In allen diesen Fällen gestattet die Knochenverbindung an sich eine Drehung um eine grössere Anzahl von Axen. Aber

die Drehung wird theils durch die straffen Bandverbindungen theils durch Knochenvorsprünge bedeutend beschränkt. So gestatten z. B. die ziemlich weichen Intervertebralknorpel, welche die einzelnen Wirbel mit einander verbinden, nach allen Richtungen eine gleiche Beweglichkeit. Hier sind es namentlich die Gelenkverbindungen der schiefen Fortsätze, welche, abgesehen davon, dass sie vor der Zusammendrückung schützen, durch die Art ihres Ineinandergreifens an den verschiedenen Theilen der Wirbelsäule die Beweglichkeit in verschiedenem Grade beeinträchtigen; am meisten gehemmt ist sie zwischen den einzelnen Lendenwirbeln.

Bei der Untersuchung der Gelenke und der durch sie ermöglichten Bewegungen handelt es sich in den meisten Fällen um eine Zurückführung derselben auf eine ideale Form, der sich die Wirklichkeit mehr oder weniger annähert. Wenn wir z. B. einem Gelenkende die Form einer Kugel, eines Ellipsoids oder dem Durchschnitt desselben die Form einer Spirale zuschreiben, so sind dies immer nur die einfachen geometrischen Formen, denen sich das Gelenkende am meisten annähert. Oder wenn wir von Drehung um eine, um zwei feste Axen reden, so finden dabei theils immer noch geringere Drehungen um andere Axen statt, theils sind die betreffenden Axen in Wirklichkeit nicht vollkommen fest sondern etwas beweglich. So wandert nach Henke bei dem Drehgelenk zwischen erstem und zweitem Halswirbel die Drehungsaxe aus dem Innern des Zahnfortsatzes gegen dessen vordere Fläche; mit jeder Seitwärtswendung des Kopfes ist desshalb ein schwaches Sinken desselben verbunden. So ist ferner bei den Sattelgelenken ausser in den zwei auf einander senkrechten Hauptrichtungen eine minder umfangreiche Drehung auch in allen andern Richtungen möglich, und es kann zudem ein kegelförmiger Raum beschrieben werden, wobei die Drehungsaxe in jedem Moment wechselt, u. s. f. Ein näheres Eingehen auf diese Abweichungen macht die Mechanik der Gelenke äusserst verwickelt, und hat man sich daher bisher meistens mit den ersten Annäherungen begnügen müssen.

Indem Langer in der oben angegebenen Weise das Kniegelenk als ein Spiralgelenk beschreibt, wobei aber die einzelnen Spiralen verschieden seien, nimmt er zugleich an, dass in diesem Fall incongruente Gelenkflächen auf einander schleifen, da die Gelenkflächen der Tibia den Condylen des Oberschenkels sich nicht anpassen. Dagegen hat Henke darauf aufmerksam gemacht, dass incongruente Berührungsflächen höchstens auf sehr kleine Strecken hin sich von einander abwickeln können. Er nimmt desshalb im Kniegelenk zwei Gelenke, ein oberes und ein unteres, an, welche durch die zwischengelegene Bandscheibe, auf deren Oberflächen die Gelenkenden schleifen, von einander getrennt werden. Auch betrachtet er die Durchschnitte der Oberschenkelcondylen nicht als Spiralen, sondern als Kreise, die aber nicht genau parallel der Medianebene gerichtet seien. Die obere Articulation soll die Streck- und Beugbewegung, die untere Articulation eine rotirende Bewegung um die senkrechte Axe vermitteln; durch Combination beider Drehungen entsteht die Totalbewegung der Tibia am Oberschenkel. Diese letztere Annahme scheint uns nur eine verschiedene Betrachtungsweise und durch die Zerlegung in zwei Articulationen die Auffassung des oberen Gelenks als eines Spiralgelenks nicht ausgeschlossen zu sein. Da, wie oben bemerkt, die einzelnen Spiraldurchschnitte verschieden sind, so bildet die ganze Oberfläche eines Condylus einen Schraubengang, der am rechten Knie rechts

und am linken Knie links gewunden ist; hieraus erklärt sich, dass der Unterschenkel bei jeder starken Streckung zugleich nach aussen gedreht wird *).

Die Muskeln, welche die in den Gelenken sich berührenden Knochen gegen einander bewegen, sind entsprechend den Axen der Bewegung angeordnet. Bei den einaxigen Gelenken liegen also die Muskeln zu beiden Seiten der Axe (z. B. die Strecker und Beuger am Ellenbogengelenk), bei den mehraxigen Gelenken und den Gelenken mit beweglicher Axe wird die Muskelanordnung verwickelter, indem das Gelenk rings von Muskeln umgeben ist und einzelne derselben bei der Drehung um einige Axen betheiligt sein können. Es ist jedoch in dieser Beziehung noch kein einziges Gelenk eingehend genug untersucht worden, so dass es möglich wäre, die in demselben stattfindenden Bewegungen etwa in ähnlicher Weise wie diejenigen des Augapfels (vgl. §. 221) zu analysiren. Wir sind daher auch nur im Stande, die allgemeinsten Principien, die in der Anordnung unserer Sceletmuskeln befolgt sind, anzugeben.

Die Bewegungen der Scelettheile folgen allgemein dem Gesetz des einarmigen Hebels. Es sei (Fig. 122) der Knochen B C durch den Muskel M beweglich gegen den Knochen A B, mit welchem er mittelst des Gelenkes B verbunden ist. Es ist dann in B der Unterstützungspunkt, und Kraft und Last haben ihren Angriffspunkt auf derselben Seite vom Unterstützungspunkte, nämlich die Kraft an dem Ansatzpunkt m des Muskels M, und die Last entweder im Schwerpunkt s des Gliedes B C oder, falls dieses noch eine äussere Last trägt, in dem gemeinsamen Schwerpunkt der Last und des Gliedes B C. Man ersieht aus dieser Darstellung, dass im Allgemeinen der Ansatzpunkt der Kraft näher am Unterstützungspunkt liegt als der Angriffspunkt der Last. Unsere sich bewegenden Glieder sind somit keine Krafthebel sondern Geschwindigkeitshebel, d. h. es wird eine grössere Kraft verbraucht, als die Last beträgt, dafür aber eine entsprechend grössere Geschwindigkeit bei der Bewegung der Last erzeugt.

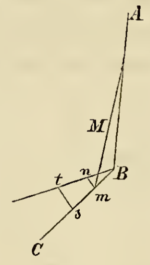


Fig. 122.

Kraft und Last sind am Hebel im Gleichgewicht, wenn sie sich umgekehrt verhalten wie die Entfernungen vom Unterstützungspunkt. Wird daher mit k die Kraft und mit l die Last bezeichnet, so muss in der obigen Fig. $k : l = sB : mB$ sein. Nun hat aber, während die Kraft die Strecke m n zurücklegte, indessen die Last die Strecke s t zurückgelegt, und es verhält sich $mn : st = mB : sB$, d. h. die von Kraft und Last in derselben Zeit zurückgelegten Wege stehn im selben Verhältniss wie ihre Entfernungen vom Unterstützungspunkt. Hieraus ergibt sich, dass genau ebenso viel an Kraft verloren geht, als an Geschwindigkeit gewonnen wird. Würde etwa die Last bei m, die Kraft bei s ihren

*) Henke, Anatomie u. Mechanik der Gelenke, Leipzig u. Heidelberg 1863. Langer, Denkschriften der Wiener Akademie, 1856.

Angriffspunkt haben, so wäre der Hebel umgekehrt ein Krafthebel, es würde dann auf Kosten der Geschwindigkeit Kraft gewonnen werden.

Die Wirkung, welche ein Muskel oder eine Muskelgruppe an einem Gelenkhebel ausübt, ist nicht bloss abhängig von der Grösse der aufgewendeten Muskelkraft und von der Grösse der zu bewegenden Last, sondern auch von der Richtung, in welcher sowohl der Muskelzug als die Last auf den Hebel einwirken. Kraft und Last sind am wirksamsten, wenn sie in senkrechter Richtung an dem Hebel ziehen; je spitzer der Winkel ist, den ihre Richtung mit derjenigen des Hebels bildet, um so geringer wird ihre Wirkung. Ueber die Richtung, in welcher die Last einwirkt, lässt sich nichts allgemeines aussagen, sie fällt in den meisten Fällen mit dem vom Schwerpunkt zum Boden gefällten Perpendikel zusammen, und sie kann in Bezug auf die Scelettheile mannigfaltig wechseln. Dagegen ist sehr allgemein die Richtung der Kraft eine ungünstige: die Muskeln setzen sich meistens nicht unter annähernd rechten sondern unter spitzen Winkeln an die Hebel des Scelets an. Dadurch wird nur ein kleiner Theil der vom Muskel aufgewendeten Kraft zur wirklichen Bewegung verwendet, ein oft grösserer Theil geht für die Bewegung verloren. Man findet den für die Bewegung nutzbaren Theil der Muskelkraft, wenn man die ganze Muskelkraft als eine auf der Richtung des Muskelzugs a c abgetragene Länge b c versinnlicht. (Fig. 123). Construirt man ein Parallelogramm, in welchem b c die Diagonale ist, und von welchem die eine Seite c d senkrecht auf der Richtung des zu bewegenden Gliedes B C steht, so wird das Parallelogramm durch die Seite c e ergänzt. Durch die Längen c d und c e werden die Seitenkräfte ausgedrückt, in welche sich die Kraft b c zerlegen lässt. Es ist also nur die kleinere Seitenkraft c d der ganzen Muskelkraft, die wirklich zur Bewegung verwendet wird, während die grössere Seitenkraft c e bloss die zwei Gelenkenden an einander presst. Diese ungünstige Lagerung der Muskeln am Scelet, die in dem ganzen Aufbau des letztern nothwendig begründet liegt, gleicht sich jedoch während des Verlaufs der Bewegung mehr und mehr aus. Ist z. B. (in Fig. 123) der Knochen B C in Folge des Muskelzugs in die Stellung B D übergegangen, so werden nun c′ d′ und c′ e′ die beiden Componenten der Kraft b′ c′. Die auf die Bewegung verwendete Seitenkraft wächst also continuirlich im Verlauf der Bewegung.

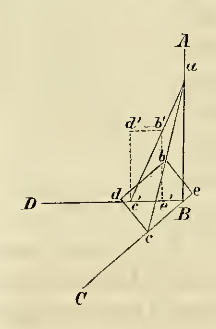


Fig. 123.

Zur Bestimmung der auf einen Scelettheil einwirkenden Muskelkräfte muss man demnach die Richtung und die Stärke des Muskelzugs kennen. Sind die beiden Ansatzpunkte eines Muskels nahezu punktförmig, so geht natürlich die Richtung des Muskelzugs in der geraden Verbindungslinie der Ansatzpunkte. Wenn der Ansatz ausgedehnter ist, so hat namentlich bei verwickelt gebauten

Muskeln die exacte Bestimmung der Zugrichtung grössere Schwierigkeiten. Hier muss zuerst jedes parallel oder convergirend nach einem Punkt verlaufende Faserbündel für sich genommen auf seine Zugrichtung bestimmt werden, um dann alle diese einzelnen Zugrichtungen zu einer resultirenden Zugrichtung zusammenzusetzen. Die Muskelkraft ist, wie im §. 196 angegeben wurde, proportional dem Querschnitt. Um nun die in der Zugrichtung ausgeübte Kraft zu finden, muss man, sobald die Fasern nicht selbst in der Zugrichtung verlaufen, die Kraft eines jeden parallelen Faserbündels in ähnlicher Weise in Seitenkräfte zerlegen, wie dies oben in Bezug auf die in der Zugrichtung selbst ausgeübte Kraft geschehen ist, und man hat dann schliesslich die sämmtlichen Seitenkräfte, die in die Zugrichtung fallen, zu addiren. Um die Resultate der Zugrichtung und Zugkraft mehrerer Muskeln, die am nämlichen Hebel wirken, zu finden, ist dasselbe Verfahren einzuschlagen Man hat bis jetzt kaum an einem Gelenk auf diese Weise methodisch den Mechanismus der Bewegungen zergliedert *).

Ueber das Verhältniss, in welchem die Länge der Muskelfasern zur Grösse, um die sie sich verkürzen müssen, steht, hat Ed. Weber Beobachtungen mitgetheilt. Aus denselben ergibt sich, dass die Länge der Muskelfasern des menschlichen Körpers, ungeachtet dieselbe sehr (von 5 bis 453 Mm.) differirt, dennoch überall dem Verhältnisse der Verkürzung, die sie erfahren können, proportional ist. Das Verhältniss der Länge zu dieser Verkürzung ist im Mittel = 1 : 0,47, also nahehin = 2 : 1. -- Da der Nutzeffect der Muskeln proportional ihrem Gewicht ist, so suchte Weber vergleichende Zahlen für den Nutzeffect der verschiedenen Muskelgruppen zu erhalten, indem er die Gewichte derselben bestimmte. Hiernach würde sich der mögliche Nutzeffect sämmtlicher Muskeln am Kopf und Rumpf zu demjenigen der oberen Extremitäten verhalten wie 1 : 2, der Nutzeffect der oberen zu denjenigen der unteren Extremitäten wie 2 : 4. Es versteht sich von selbst, dass alle diese Zahlen nur als höchst approximative Werthe zu betrachten sind **).

§. 232. Die Ortsbewegungen.

Unter den zusammengesetzten Bewegungen, welche durch die Wirkung einer grösseren Anzahl von Sceletmuskeln entstehen, sind die wichtigsten die Ortsbewegungen. Es können dieselben auf eine so mannigfaltige, durch den Willen modificirte Weise zu Stande kommen, dass eine erschöpfende Betrachtung aller möglichen Ortsbewegungen ganz und gar unmöglich ist, und dass sogar ein Eingehen in die sämmtlichen regelmässigen Formen die Grenzen unserer Darstellung weit überschreiten würde. Wir beschränken uns daher auf die Betrachtung des gewöhnlichen Gehens und Laufens, nachdem wir zuvor die Bedingungen der normalen Ruhestellung des Scelets bei aufrechter Haltung, des Stehens, untersucht haben.

Das aufrechte Stehen wird ermöglicht, sobald ein von dem Schwerpunkt des Körpers gezogener Perpendikel, die Schwerlinie, in den

*) Fick, Zeitschr. f. rat. Med., Bd. 9.

**) Ed. Weber, Berichte der Ges. der Wissensch. zu Leipzig, 1849 und 1851.

auf dem Boden von den Füssen umschlossenen Raum fällt, und sobald alle diejenigen Gelenke, auf welchen die Last des Rumpfes ruht (Hüft-, Knie- und Fussgelenk), so gesteift sind, dass sich die Gelenkenden nicht gegen einander bewegen können. Der Schwerpunkt des Körpers hat, weil die einzelnen Scelettheile gegen einander beweglich sind, eine etwas wechselnde Lage. Bei ruhigem Herabhängen der Arme fällt derselbe nach Ed. Weber in den oberen Theil (das Promontorium) des Kreuzbeins. Die durch diesen Punkt gezogene, nach aufwärts verlängerte Schwerlinie steigt etwas hinter dem Schwerpunkt des Kopfes herab, liegt vor der Hals- und Brustwirbelsäule, kreuzt die letztere in der Gegend der letzten Brustwirbel, liegt dann hinter den Drehpunkten der Hüftgelenke, fällt hierauf in den Zwischenraum des hintern Theils der Kniegelenke und trifft endlich zwischen den beiden Füssen ungefähr in der Mitte zwischen dem Fersenhöcker und dem Köpfchen des ersten Mittelfussknochens den Boden. Die Steifung der Gelenke geschieht theils durch die Schwere der nach oben von ihnen gelegenen Körpermassen, theils durch die Spannung der Bänder, theils endlich durch die active Anspannung der Muskeln, die letztere ist die Ursache der Ermüdung beim Stehen. Die Wirkung der Schwere auf die Gelenke kann, in ähnlicher Weise wie im vorigen § die Wirkung des Muskelzugs, in eine Drehung erzeugende und in eine das Gelenk zusammendrückende zerlegt werden. Davon befördert die zweite selbst die Steifung des Gelenkes, die erste muss durch die Wirkung der Bänder und Muskeln compensirt werden. So z. B. würden Hüft- und Kniegelenk ohne Bänder und Muskelspannung die Last des aufrecht stehenden Körpers nicht tragen; da die Schwerlinie hinter den Drehpunkten dieser Gelenke herabgeht, so würde der Körper nach hinten fallen. Umgekehrt müssten Kopf, Hals und oberer Theil der Brustwirbelsäule nach vorn sinken, weil sich die Schwerlinie vor den Gelenken dieser Scelettheile befindet. In der That fällt der Körper in dieser Weise, wenn er durch plötzlichen Nachlass der Muskelspannung zusammenbricht. Nur das Fussgelenk befindet sich in einer solchen Lage zur Schwerlinie, dass es auch ohne besondere Muskelspannung die Last des Körpers zu tragen vermag. Jeder Fuss ruht nämlich auf drei Punkten, auf der Ferse, dem Sesambein des ersten und demjenigen des fünften Mittelfussknochens; der erste Unterstützungspunkt liegt also hinter, die beiden andern liegen vor der Schwerlinie. Jede Drehung, die um einen dieser Punkte stattfinden könnte, wird aber durch die Feststellung der beiden andern Punkte aufgehoben.

Das normale Gehen besteht in der mit möglichst geringer Muskelanstrengung geschehenden horizontalen Fortbewegung des Körpers. Diese Fortbewegung verlangt, dass nicht bloss eine in horizontaler Richtung fortbewegende Kraft vorhanden sei, sondern dass auch fortan die für das Stehen geforderte Bedingung der Unterstützung des Schwerpunktes erfüllt bleibe. Man kann daher auch das Gehen definiren als die hori-

zontale Fortbewegung des Schwerpunktes bei stetiger Unterstützung desselben durch das Scelet. Diese Bedingungen werden beim Gehen dadurch erfüllt, dass zunächst das eine Bein sich senkrecht unter den Schwerpunkt stellt und dann durch Streckung im Fuss-, Knie- und Hüftgelenk sich verlängert. Hat so das Bein das Maximum seiner Verlängerung erfahren, so hebt es sich durch Beugung im Kniegelenk vom Boden ab, dabei wird durch die Anstemmung des Fusses gegen den Boden eine Kraft ausgeübt, die sich in eine horizontale und eine senkrecht wirkende zerlegen lässt. Von diesen wird die letztere durch die Schwere ganz oder grösstentheils aufgehoben, und die horizontale bewegt den Schwerpunkt nach vorwärts. Dies dauert so lange, bis das Bein das Maximum seiner Streckung erreicht hat. Während dessen schwingt das andere Bein so weit nach vorn, dass es auf den Boden aufgesetzt als Stütze des Schwerpunktes dienen kann, worauf das zweite Bein ganz in derselben Weise wie vorhin das erste die vorwärts bewegende Kraft ausübt. Während dieser Bewegungen der Beine führt auch der Rumpf schwächere Bewegungen aus. Er neigt sich jedesmal gegen das stemmende Bein hinüber, damit der Schwerpunkt über dasselbe zu liegen kommt. Ausserdem wird der Rumpf unwillkürlich nach vorn geneigt, um so mehr, je schneller das Gehen ist, weil der Rumpf wegen seiner grossen Oberfläche einen bedeutenden Luftwiderstand findet und daher bei aufrechtem Gang leicht hinten übersinken könnte. Endlich wird auch dem Rumpf durch das schwingende Bein eine kleine Drehung um den Schenkelkopf des festgestemmten Beines mitgetheilt. Diese Wirkung wird jedoch dadurch wieder aufgehoben, dass gleichzeitig der dem schwingenden Bein entgegengesetzte Arm nach vorn und der Arm der gleichen Seite nach hinten bewegt wird, was eine entgegengesetzte Drehungswirkung um den feststehenden Schenkelkopf erzeugt. Hieraus erklärt sich also, dass die Pendelbewegung der Beine beim Gehen von einer entgegengesetzten Pendelbewegung der Arme begleitet wird.

Die Vorwärtsbewegung des vom Boden abgelösten Beins geschieht lediglich durch die Schwere. Das Bein schwingt wie ein Pendel um seinen Aufhängungspunkt in der Schenkelpfanne. Die Schrittdauer ist daher abhängig von der Schwingungsdauer des pendelnden Beins und von der Zeit, während welcher beide Beine den Boden gleichzeitig berühren. Bei kürzeren Beinen wird desshalb ein rascherer Gang möglich sein, und man findet, dass bei sehr schnellem Gehen die Schenkelköpfe durch Anziehung der Beine möglichst niedrig getragen werden. Das schnellste Gehen ist dann vorhanden, wenn die Zeit, während welcher beide Beine den Boden berühren gerade null ist, d. h. wenn das eine Bein in dem Moment auf den Boden auffällt, wo das andere von demselben gelöst wird. Existirt eine Zwischenzeit, während deren keines der beiden Beine den Boden berührt, so entsteht aus dem Gehen das Laufen. Die Schrittlänge, der bei einem Schritt zurückgelegte

Weg, ist abhängig von der senkrechten Höhe des Beines über dem Boden und von der Länge des vom Boden abzuwickelnden Fusses. Bei grösseren Beinen ist also eine grössere Schrittlänge möglich. Da nun hiernach zu schnellem Gehen erforderlich ist, dass grosse Schrittlänge und kleine Schrittdauer sich combiniren, so ist klar, dass um so schnelleres Gehen und Laufen möglich sein wird, je längere Unterextremitäten das Scelet besitzt, denn es steht dann die grösste Schrittlänge zu Gebote und kann doch auch die Schrittdauer durch Niedrigtragen der Schenkelköpfe erheblich verkürzt werden.

Die richtigen Principien für die Sceletbewegungen im Allgemeinen hat schon vor 200 Jahren Alphons Borelli gegeben. Dagegen haben die Gesetze der Ortsbewegungen erst in neuerer Zeit durch die Gebrüder Weber eine erschöpfende Untersuchung gefunden. Auf die letztere verweisen wir Denjenigen, der ausführlichere Belehrung über diesen Gegenstand sucht *).

2. Die Stimmbildung.

§. 233. Bau und akustische Bedeutung des Stimmorgans.

Das Organ der Stimmerzeugung ist der Kehlkopf, als Hülfsorgane dienen die Lungen, die Luftröhre, die Rachen- und Mundhöhle. Der Kehlkopf ist ein membranöses Zungenwerk, das von der Lunge und Luftröhre aus angeblasen wird und dadurch Klänge erzeugt, die theils durch die wechselnde Spannung der in ihm ausgespannten schwingenden Membranen theils durch die veränderliche Configuration der die Bedeutung eines Ansatzrohres erfüllenden Rachen- und Mundhöhle modificirt werden können. Der Kehlkopf besteht zu diesem Zweck aus einem festen Knorpelgerüste, dessen einzelne Stücke durch Bänder und Muskeln mit einander in Verbindung stehen und dadurch ähnlich wie die Theile des Scelets gegen einander beweglich sind.

Die für die Stimmerzeugung wesentlichen Knorpel des Kehlkopfs sind: der Schildknorpel, der Ringknorpel und die Giesskannenknorpel. Der Schildknorpel (S Fig. 124), der grösste unter ihnen, bildet den oberen und vorderen Theil des Kehlkopfs und schliesst wie eine Kapsel die inneren Theile des Kehlkopfs ab. Der Ringknorpel (R) bildet in seinem vordern Abschnitt einen schmalen Bogen nach unten vom Schildknorpel und geht hinten in eine hohe Platte (p) über, welche die hier vom Schildknorpel gelassene Lücke ausfüllt. Die beiden Giesskannenknorpel (G) endlich sitzen oben auf der Platte des Ringknorpels, symmetrisch zu beiden Seiten der Mittel-

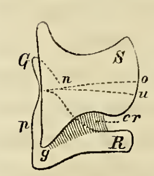


Fig. 124.

---

*) Borelli, de motu animalium. Ed. und W. Weber, Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge, Göttingen 1836. H. Meyer, Müllers Archiv 1853.

linie. Schild- und Ringknorpel sowie Ring- und Giesskannenknorpel sind durch elastische Bänder mit einander verbunden, welche, ähnlich den Gelenkbändern, zwischen denjenigen Stellen der Knorpel ausgespannt sind, die gelenkartig auf einander bewegt werden können. So befindet sich ein Band vorn in der Mitte zwischen Schild- und Ringknorpel, es überziehen zwei Bänder rechts und links die zwischen diesen beiden Knorpeln (bei g) befindliche Gelenkkapsel, und es befinden sich zwei ziemlich schlaffe Bänder als Gelenkkapseln zwischen Giesskannen- und Ringknorpel. Zwei Bänderpaare endlich laufen unter der Schleimhaut vom Giesskannen- zum Schildknorpel herüber und bilden dadurch zwei Schleimhautfalten, welche die Stimmritze begrenzen: es sind die oberen und die unteren Stimmbänder (ihr Verlauf ist durch die punktirten Linien n o und n u angedeutet). Beide entspringen dicht über einander vom vordern Fortsatz, dem so genannten Vocalfortsatz der Giesskannenknorpel; die oberen Stimmbänder laufen ziemlich horizontal nach vorn, die untern divergiren von ihnen etwas nach unten, und so setzen sich beide Paare unter einander an der Innenfläche des Schildknorpels an. Die oberen Stimmbänder sind weit schlaffer und flacher, sie stehen zu der Stimmbildung in keiner unmittelbaren Beziehung. Die unteren Stimmbänder dagegen, die durch Anblasen leicht in Schwingungen versetzt werden können, sind die für die Klangerzeugung erforderlichen Zungen. Die Muskeln des Kehlkopfs sind wesentlich dazu bestimmt, theils diesen Zungen verschiedene Spannungsgrade zu geben, theils die zwischen ihnen befindliche Stimmritze zu verengern und zu erweitern. Die Anspannung der Stimmbänder wird hauptsächlich bewirkt durch die Bewegung des Schild- und Ringknorpels gegen einander in dem zwischen beiden (bei g) befindlichen Seitengelenk. Die Drehung in diesem Gelenk wird ausgeführt durch den Ringschildknorpelmuskel (musc. cricothyreoideus, die Schraffirung c r deutet den Verlauf seiner Fasern an). Die Erschlaffung der Stimmbänder wird dagegen bewirkt entweder durch Nachlass der Spannung des genannten Muskels oder, beim Verbleiben der Knorpel in der vorigen Stellung, durch Verkürzung des in den Falten der Stimmbänder selbst verlaufenden Schildgiesskannenmuskels (musc. thyreoarytaenoideus, t h a Fig. 125), oder endlich durch beide Momente gleichzeitig. Der Schildgiesskannenmuskel muss bei seiner Zusammenziehung die beiden Knorpel, zwischen denen er verläuft, einander nähern und dadurch das Stimmband erschlaffen; unterstützt wird er in dieser Wirkung durch den im Innern des Kehlkopfs verlaufenden seitlichen Ringgiesskannenmuskel (cricoarytaenoideus lateralis c r l), welcher bei fixirtem Ringknorpel ebenfalls den Giesskannenknorpel nach vorn zu ziehen und dadurch das Stimm-

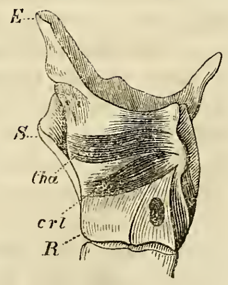


Fig. 125.

band zu verkürzen vermag. (Die Fig. 125 zeigt diese beiden Muskeln an einem senkrechten Durchschnitt des Kehlkopfs, S ist wieder der Schild-, R der Ringknorpel und E der Kehldeckel). Die Verengerung der Stimmritze wird vorzugsweise durch die zwischen den beiden Giesskannenknorpeln ausgespannten Muskeln bewirkt (arytaenoideus transversus und arytaenoidei obliqui, a t und a o Fig. 126), die bei ihrer Zusammenziehung mit den Giesskannenknorpeln die an diesen sich ansetzenden Stimmbänder einander nähern müssen. (Die Fig. 126 zeigt diese Muskeln in einer hinteren Ansicht des Kehlkopfs.) Unterstützt wird ihre Wirkung durch die des oben erwähnten seitlichen Ringgiesskannenmuskels: da nämlich der vordere Ansatzpunkt dieses Muskels der Medianlinie näher liegt als der hintere, so muss er die Stimmritze in ihrem hinteren Theile verengern. Die Erweiterung der Stimmritze geschieht theils durch Erschlaffung der Stimmritzenverengerer theils durch die Zusammenziehung des hintern Schildgiesskannenmuskels (crico-arytaenoideus posticus, c r p, Fig. 126). Der letztere Muskel entspringt von der Platte des Ringknorpels, verläuft convergirend nach oben und setzt sich an dem hintern Fortsatz, dem Muskelfortsatz, der Giesskanne an: er dreht bei seiner Verkürzung den Vocalfortsatz nach aussen und erweitert daher die Stimmritze namentlich in ihrem hintern Theil.

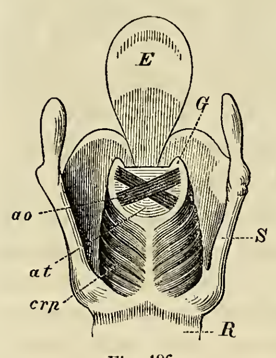


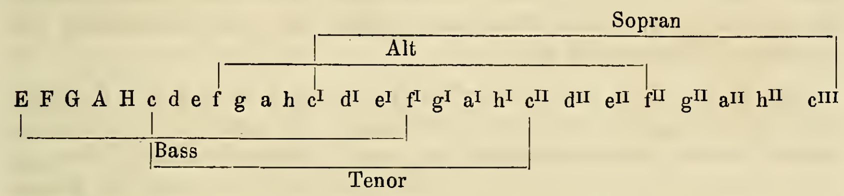
Fig. 126.

Neben diesen Bewegungen der einzelnen Kehlkopfknorpel gegen einander sind für die Stimmbildung auch die Bewegungen des ganzen Kehlkopfs von Bedeutung. Der Kehlkopf kann in die Höhe gehoben oder herabgezogen werden. Ersteres geschieht bei fixirtem Zungenbein durch die Zungenbeinschildknorpelmuskeln oder mit dem Zungenbein durch die Hebemuskeln desselben, letzteres geschieht durch die Brustschildknorpelmuskeln sowie durch die Herabzieher des Zungenbeins.

Indem die oben angeführten Spannmuskeln der Stimmbänder und Erweiterer oder Verengerer der Stimmritze in ihrer Wirkung sich manchfach combiniren, kann die Stimmritze sehr verschiedene Formen annehmen. Sie ist entweder in ihrer ganzen Länge gleichmässig geschlossen (lineare Form), oder sie ist nach vorn verengt, hinten erweitert (Dreiecksform mit nach hinten gekehrter Basis), oder sie ist in der Mitte am meisten erweitert, hinten und vorn verengert (Rautenform), oder es ist endlich die ganze Stimmritze bis zu den beiden Vocalfortsätzen geschlossen, hinter diesen (zwischen den Giesskannenknorpeln) aber erweitert, man bezeichnet die hintere Oeffnung in diesem Fall als Athmungsritze. Man kann leicht diese verschiedenen Formen der Stimmritze auf die Combination bestimmter Muskelwirkungen zurückführen.

§. 234. Akustische Eigenschaften der menschlichen Stimme und Bedingungen der Stimmbildung.

Die menschliche Stimme bewegt sich innerhalb der Tonhöhen von $3^1/_2$ Octaven; im Mittel hat ihr tiefster Ton 80, ihr höchster 1024 Schwingungen in der Sec. Die Einzelstimmen theilen sich so in diesen Umfang, dass keine mehr als 2 bis $2^1/_2$ Octaven umfasst. Man unterscheidet die Stimmen nach der Höhe der ihnen angehörenden Töne in Bass, Tenor, Alt und Sopran. Diese theilen die gesammte Tonleiter der Menschenstimme unter sich nach folgendem Schema:



Die menschliche Stimme hat eine eigenthümliche, von begleitenden Obertönen herrührende Klangfärbung. Diese Klangfärbung zeigt namentlich individuelle Verschiedenheiten. Scharfe und helle Stimmen haben eine grössere Anzahl von Obertönen als dumpfe und weiche. Bei der Sprechstimme ist die Klangfarbe weit schärfer als bei der Gesangstimme; zugleich wird bei der ersteren der Klang immer von Geräuschen begleitet, so dass die Tonhöhe schwer zu bestimmen ist. Auch jene Unterschiede, die man als Brust- und als Fistelstimme bezeichnet, beruhen auf Unterschieden der Klangfärbung. Die Stärke der menschlichen Stimme ist eine theils individuelle theils nach der Tonhöhe wechselnde; in den tiefen Lagen ist die Stimme immer weniger stark als in den höheren.

Die Obertöne, welche die Klangfarbe der menschlichen Stimme ausmachen, kann ein sehr feines musikalisches Ohr zuweilen unmittelbar aus der Gesangstimme heraushören. Sicherer bedient man sich zu diesem Zweck der in §. 226 beschriebenen Resonanzröhren. Die Obertöne der menschlichen Stimme sind, wie Helmholtz bemerkt, mit unbewaffnetem Ohr schwieriger zu erkennen als diejenigen musikalischer Instrumente, wahrscheinlich weil wir die Klänge der Stimme mehr als andere immer als ein Ganzes aufzufassen gewohnt sind *).

Die Bedingungen zur Stimmerzeugung liegen in dem eigentlichen Stimmorgan, dem Kehlkopf. Dieser wirkt als ein Zungeninstrument, dem Lunge und Luftröhre als Windkasten, Mund- und Rachenhöhle als Ansatzrohr beigegeben sind. Die Art der Ausspannung der Stimmbänder, von der Mitte aus nach beiden Seiten schräg abfallend, ist, wie sich an künstlichen Zungen nachweisen lässt, für die Tonerzeugung

*) Helmholtz, die Lehre von den Tonempfindungen, Braunschweig 1862.

die günstigste. Von den musikalischen Instrumenten ähnlicher Art, den Zungenpfeifen, unterscheidet sich der Kehlkopf dadurch, dass in ihm die wechselnde Spannung der membranösen Zungen die Höhe des Tons verändert, während diese bei allen Zungenpfeifen durch den mit den schwingenden Zungen verbundenen Luftraum (das Ansatzrohr) bestimmt wird. Die Mundhöhle ist ein zu kurzes und weites Ansatzrohr, ihre Wandungen sind zu nachgiebig, als dass sie in hinreichend starke Eigenschwingungen gerathen könnten, um die Schwingungen der Stimmbänder sich anzupassen; die Form der Mundhöhle bestimmt daher nur, wie wir in §. 235 sehen werden, gewisse Klangfärbungen der Stimme, welche die Eigenthümlichkeit der verschiedenen Vocale ausmachen, und veranlassen gewisse sich beimengende Geräusche, welche für die Consonanten der Sprache charakteristisch sind.

Die Zungenpfeifen zerfallen nach der Art wie der Ton in ihnen erzeugt und die Tonhöhe abgestuft wird in folgende Classen: 1) Instrumente, bei welchen der Ton von der Schwingungsdauer der steifen, metallischen Zunge abhängig, diese aber unveränderlich ist (Orgel, Physharmonica), hier ist für die Erzeugung jedes einzelnen Tons eine andere Zunge nöthig, 2) Instrumente, bei welchen eine aus leichtem elastischem Holze gebildete Zunge ein Geräusch hervorbringt, welches Töne von sehr verschiedener Höhe enthält, deren einer durch das Ansatzrohr verstärkt wird (Holzblaseinstrumente, wie Clarinette, Oboe, Fagott), hier dient dieselbe Zunge für die ganze Notenreihe, verschiedene Tonhöhen werden hauptsächlich durch Veränderung der akustischen Länge des Ansatzrohrs (Oeffnen der Seitenlöcher) hervorgebracht, 3) Instrumente, bei welchen membranöse Zungen, die Lippen, durch Anblasen in Schwingungen versetzt werden, welche sich den Schwingungen der Luftsäule, mit welchen die Zungen in Verbindung stehen, anpassen, wobei übrigens die Form und Spannung der Lippen dafür bestimmend ist, ob der Grundton oder einer der Obertöne des Rohrs anspricht (Blechinstrumente), hier ist gleichfalls der Ton von der Ansatzröhre abhängig, die Veränderung der Zunge gibt nur den Ausschlag, welcher von den Eigentönen dieser Ansatzröhre erklingt, 4) Instrumente, bei welchen membranöse Zungen theils dadurch dass ihre Spannung veränderlich ist theils dadurch, dass ein grösserer oder kleinerer Theil ihrer Länge für sich schwingt, den umgebenden Luftraum in Schwingungen von sehr verschiedener, dem Ton der Zungen genau entsprechender Geschwindigkeit versetzen können. Das einzige Instrument dieser Art ist der Kehlkopf. Sein grosser Vorzug besteht hauptsächlich darin, dass er innerhalb des ihm möglichen Umfangs die feinste Abstufung der Tonhöhen möglich macht, während er zugleich von allen vollkommeneren Zungeninstrumenten bei weitem den geringsten Raum einnimmt *).

Die Erfordernisse für die Bildung von Tönen mittelst des Stimmorgans sind: der Schluss der Stimmritze und die Spannung der unteren Stimmbänder. Ohne einen gewissen Schluss der Stimmritze kann überhaupt kein Ton zu Stande kommen. Die Muskeln, welche diesen Verschluss bewirken, sind der crico-arytaenoideus lateralis, der thyreo-aryt-

*) W. Weber, Poggendorff's Annalen, Bd. 16 u. 17. Helmholtz, a. a. O.

aenoideus und die arytaenoidei proprii (transversus und obliqui). Ziehen sich der crico- und thyreoarytaenoideus zusammen, so wird dadurch der vordere Theil oder die eigentliche Stimmritze geschlossen, während der hinterste, zwischen den Giesskannenknorpeln gelegene Abschnitt, die Athemritze, noch offen bleibt. Es kann hierbei die Stimme immer nur schwach anklingen, da der Luft ein zweiter Ausweg neben der vordern Stimmritze gegeben ist. Einigermassen kann zwar der Verschluss der Athemritze schon durch die thyreoarytaenoidei erfolgen, vollständig geschieht das aber erst durch die Contraction der arytaenoidei proprii, ein starkes Anklingen der Stimme muss daher stets mit der Contraction auch dieser Muskeln verbunden sein.

Die Spannung der Stimmbänder wird namentlich durch die Verschiebung des Schildknorpels gegen die Giesskannenknorpel verändert. Wir haben im vorigen § gesehen, dass durch die cricothyreoidei der Abstand zwischen den genannten Knorpeln vergrössert, durch die thyreoarytaenoidei verringert wird, jene wirken daher als Anspanner, diese als Abspanner der Stimmbänder. Ausserdem aber spannt der von der Luftröhre aus wirkende Luftstrom die Stimmbänder an, dieser Luftstrom kann, wenn nur die Stimmritze geschlossen ist, auch bei schlaffen Stimmbändern einen Ton erzeugen.

Die Veränderungen der Tonhöhe geschehen theils durch die veränderliche Spannung der Stimmbänder theils dadurch, dass bald die ganzen Stimmbänder bald nur ein grösserer oder kleinerer Abschnitt derselben in Schwingungen gerathen kann. Man kann sich hiervon ebensowohl am lebenden wie am todten Kehlkopf überzeugen. Am lebenden Kehlkopf fühlt man, wenn die Tonhöhe steigt, die vordern Kanten des Schildknorpels und Ringknorpels sich einander annähern, was eine grössere Spannung der Stimmbänder zur Folge haben muss; ausserdem ist zu den höheren Tönen eine grössere Luftspannung in der Trachea erforderlich, wesshalb wir die höchsten Töne nur forte, die tiefsten nur piano zu singen vermögen. Diese grössere Luftspannung muss aber wieder eine grössere Spannung der Stimmbänder veranlassen. Untersucht man mittelst eines Kehlkopfspiegels die Stimmritze, so sieht man, dass bei den tieferen Tönen die ganzen Stimmbänder nebst den Knorpelrändern schwingen, während bei den höheren Tönen die Ränder der Stimmfortsätze sich an einander legen und die Bänder allein schwingen; bei noch höheren Tönen wird zugleich die Stimmritze enger. Diese Beobachtungen werden durch die Versuche am todten Kehlkopf bestätigt. Anspannung der Stimmbänder macht an demselben die Tonhöhe steigen, das nämliche tritt ein, wenn die Stimmbänder verkürzt oder verschmälert werden.

Die angeführten Thatsachen erklären vollständig die Leistungen des menschlichen Stimmorgans. Gespannte elastische Bänder, wie die Stimmbänder sind, müssen, wenn ein Luftstoss sie trifft, nach den nämlichen

Gesetzen wie gespannte Saiten in Schwingungen gerathen. Sie müssen, wenn sie angeblasen werden, ausweichen, bis ihre elastische Spannung der Luftspannung das Gleichgewicht hält, da aber hierbei zugleich die Stimmritze sich etwas öffnet und damit die Luftspannung abnimmt, so kehren die Bänder alsdann sogleich wieder nahezu in ihre frühere Lage zurück, die Stimmritze wird also wieder geschlossen, die Luftspannung steigt nochmals, u. s. f. Man sieht leicht, dass auf diese Weise die Stimmbänder in regelmässige Schwingungen gerathen müssen. Die Zahl der Schwingungen, die sie so in der Zeiteinheit ausführen, ist abhängig von ihrer Länge und von ihrem Spannungsgrad. Es scheint, dass in den tieferen Lagen die Tonhöhe zunächst in der vorhin nach Beobachtungen am lebenden Kehlkopf geschilderten Weise durch allmälige Verkürzung der schwingenden Bänder abgestuft wird, und dass erst in den höheren Lagen dies durch Zunahme der Spannungen bei gleichbleibender Länge geschieht.

Ausser den Formänderungen am Kehlkopf, namentlich an den Stimmbändern, die für die Tonabstufung das Wesentliche sind, beobachtet man auch Lageänderungen des ganzen Kehlkopfs: beim Emporgehen des Tons steigt der Kehlkopf in die Höhe, beim Heruntergehen des Tons sinkt er herab; wahrscheinlich hat dies die Bedeutung, dass einerseits die Mundhöhle als Ansatzrohr beim Emporsteigen des Kehlkopfs verkleinert, anderseits die Wandung der Luftröhre stärker gespannt wird, wodurch sie die Gewalt des Luftstroms weniger hemmt. Die individuellen Differenzen der Menschenstimmen hinsichtlich der Tonhöhen sind von der Grösse des Kehlkopfs abhängig: die kleineren Kehlköpfe haben höhere, die grösseren Kehlköpfe tiefere Stimmen. Der Unterschied der Brust- und der Fistelstimme entsteht nach Helmholtz wahrscheinlich dadurch, dass an den Stimmbändern noch viel weiches, unelastisches Gewebe befindlich ist, welches bei der Bruststimme als Belastung die Schwingungen der elastischen Bänder verlangsamt, während bei der Fistelstimme die unter den Bändern gelegenen Schleimhautmassen zur Seite gezogen werden, wodurch das Gewicht des schwingenden Theils vermindert wird.

Zur Untersuchung des Kehlkopfs während der Hervorbringung von Tönen bedient man sich des Kehlkopfspiegels von Garcia. (Fig. 127). Derselbe besteht aus dem Metallspiegel m, der in den Pharynx gebracht wird, und aus dem in der Mitte durchbohrten Beleuchtungsspiegel s. Letzterer reflectirt die Strahlen eines möglichst intensiven Lichtes l nach dem Spiegel m, dieser reflectirt sie nach abwärts in den Kehlkopf: von da werden sie theilweise wieder nach m und von m nach s zurückgeworfen, wo sie ein durch die Oeffnung dieses Spiegels blickendes Auge des Beobachters auffasst. Man kann nach dieser Methode unter günstigen Verhältnissen bis zur Theilungsstelle der Luftröhre herabblicken. Bei den tiefsten Tönen stört die Bedeckung durch den Kehldeckel; bei allmäliger Erhöhung des Tons beobachtet man die oben nach Garcia und Czermak geschilderten Erscheinungen. Den Einfluss der Spannung der Stimmbänder hat J. Müller am todten Kehlkopf zu ermitteln gesucht, in-

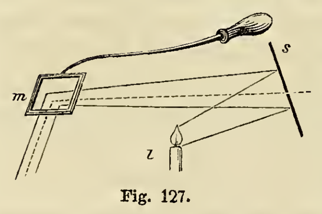


Fig. 127.

dem er die Hinterwand des Keklkopfs fixirte, die Stimmritze durch Aneinanderpressung der Giesskannenknorpel schloss und dann durch einen auf die Schildknorpel mittelst über eine Rolle laufender Gewichte nach vorn ausgeübten Zug die Stimmbänder in Spannung versetzte. Müller wurde durch diese Versuche zu der Theorie geführt, dass die Veränderung der Tonhöhe ausschliesslich in der Veränderung der Stimmbänder ihre Ursache habe. Dieser Theorie setzten namentlich Masson und Longet eine andere entgegen, wornach der Spannungsgrad der mitklingenden Gebilde für die Tonbildung das wesentliche sei, während den Stimmbändern nur eine ähnliche Function wie den Zungen der Holzblaseinstrumente zukomme. Longet führte dafür an, dass Durchschneidung des Kehlkopfs oberhalb der Stimmbänder die Stimmbildung hemme, ein Versuch, der von Andern nicht bestätigt werden konnte. Die Beobachtungen am lebenden Kehlkopf haben zu Gunsten der schon zuvor genügend begründeten Müller'schen Ansicht den Ausschlag gegeben *).

Die Nerven des Stimmorgans sind der obere und untere Kehlkopfnerv. Der erstere ist vorwiegend sensibler Nerv, nur der musc. cricothyreoideus soll aus ihm einen Faden empfangen; der letztere ist ausschliesslich motorisch, er versorgt die sämmtlichen übrigen Kehlkopfmuskeln. Durchschneidung des untern Kehlkopfnerven bewirkt Stimmlosigkeit, ebenso wird diese, wie Bischoff beobachtet und Bernard bestätigt hat, nach Durchschneidung des nerv. accessorius in der Schädelhöhle beobachtet. Bernard vermuthet daher, dass der Accessorius der ausschliessliche Stimmnerv sei **).

§. 235. Die Bildung der Sprachlaute.

Die Sprachlaute entstehen durch Formveränderungen der Mundhöhle, in Folge deren der in der Mundhöhle erzeugte Schall theils besondere Klangfärbungen annimmt theils verschiedenen Geräuschen sich beimengt. Gewöhnlich ist es der durch das Stimmorgan hervorgebrachte Schall, welcher sich mit jenen Klangfärbungen und Geräuschen verbindet, es entsteht auf diese Weise die Lautsprache. Aber es kann auch jedes andere in der Mundhöhle gebildete Geräusch, namentlich das durch blosses Ausstossen der Luft aus der Luftröhre entstehende, zu Sprachlauten Veranlassung geben; auf letztere Weise entsteht die Flüstersprache.

Auf der Erzeugung besonderer Klangfärbungen des Schalls beruht die Bildung der Vocale. Die Vocale zerfallen nach der Stellung der Mundtheile in folgende drei Reihen, zu denen der Vocal A den gemeinsamen Ausgangspunkt bildet:

$$A\begin{cases} E \;.\;.\;.\;.\; I \\ Ö \;.\;.\;.\;.\; Ü \\ O \;.\;.\;.\;.\; U \end{cases}$$

---

*) Müller, Handbuch der Physiologie, Bd. 2. Merkel, Anthropophonik, Leipzig 1857. Longet, traité de physiologie. Czermak, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 29.

**) Bischoff, de nerv. accessor. Willisii, Darmstadt 1832. Bernard, archives générales de médecine, 1844.

Die Ursache des Vocalklangs liegt in der Resonanz, welche die Mundhöhle bei ihren verschiedenen Stellungen gibt. Bei jeder Stellung ist es namentlich ein Ton, welcher besonders stark resonirt, der charakteristische Ton des Vocals. Am tiefsten liegt dieser beim U, etwas höher beim O und noch höher beim A. Die Vocale Ä, E und I haben zwei charakteristische Töne, einen höheren und einen tieferen Resonanzton. Die höheren Töne setzen die aufsteigende Reihe der Vocale U, O und A fort; die tieferen Töne bilden dagegen eine absteigende Reihe, deren letzter, der zweite Resonanzton des I, ungefähr mit dem Resonanzton des U übereinstimmt. Ebenso haben die Vocale Ö und Ü zwei Resonanztöne, von denen die höheren ungefähr um eine Quarte tiefer liegen als die des E und I, während die tieferen damit übereinstimmen. Die charakteristischen Töne der einzelnen hier aufgeführten Vocale sind nach Helmholtz folgende:

1. Vocale mit einem Resonanzton.

A	O	U
b^{II}	b^{I}	f

2. Vocale mit zwei Resonanztönen.

Ä	E	I
g^{III} d^{II}	b^{III} f^{I}	d^{IV} f

Ö	Ü
cis^{III} f^{I}	g^{III} f

Bei den Vocalen A, O, U ist nur ein Resonanzton vorhanden, weil bei ihrer Aussprache die Mundhöhle eine einzige Resonanzröhre ohne verengerte Stellen bildet. Dem A entspricht eine vom Kehlkopf an nach vorn sich gleichmässig erweiternde Trichtergestalt, dem O eine im vordersten Abschnitt sich wieder etwas verengernde und dem U die vorn am meisten verengerte Form der Mundhöhle. Bei der Vocalreihe Ä, E, I dagegen ist der vordere Abschnitt der Mundhöhle erweitert, während eine Verengerung zwischen dem vordern Theil der Zunge und dem harten Gaumen besteht. Die Form der Mundhöhle nähert sich dabei derjenigen einer enghalsigen Flasche; der hintere Raum wird beim Uebergang zum E und I weiter, der vordere Raum, der Hals der Flasche, enger. Es ist klar, dass auf diese Weise zwei Resonanztöne entstehen müssen, ein tieferer herrührend von der Resonanz im hinteren Raum, ein höherer herrührend von der Resonanz im vorderen Raum; die Tonhöhe des ersten muss sinken, die des zweiten steigen beim Uebergang zu E und I, weil dort der Raum weiter, hier enger wird. Aehnlich verhält es sich mit Ö und Ü. Beim Ö haben wir im Innern des Mundes

eine Stellung, die zwischen E und Ä, beim Ü eine solche, die zwischen E und I in der Mitte liegt; ausserdem verengern sich aber auch die Lippen ungefähr wie bei O und bei U. Auch hier ist also die Mundhöhle flaschenähnlich in zwei Räume getrennt, wobei aber der Resonanzton des vordern Abschnitts wegen der grösseren Verlängerung desselben etwas tiefer liegen muss als bei den Vocalen der vorigen Reihe.

Die Vocale hat man früher ähnlich wie die Consonanten als Geräusche aufgefasst. Erst durch die Arbeiten von Donders und namentlich Helmholtz wurde die richtige Theorie begründet. Donders fand, dass bei verschiedenen Vocalen die Mundhöhle auf verschiedene Tonhöhen abgestimmt ist. Davon dass es bloss die Form der Mundhöhle ist, welche den Vocalklang hervorbringt, kann man sich durch einen sehr einfachen Versuch überzeugen: man schlägt, während die Mundhöhle in die Stellung für einen bestimmten Vocal gebracht ist, auf die Zähne, der entstehende Schall hat dann deutlich die Eigenthümlichkeit des Vocalklangs. Helmholtz hat die charakteristischen Resonanztöne für jeden Vocal festgestellt. Es gelang ihm auf Grund dessen künstlich die Vocale hervorzubringen, indem er Stimmgabeln in Schwingungen versetzte, deren Töne durch vorgesetzte Resonanzröhren verstärkt wurden. Werden hierbei die für einen Vocal charakteristischen Obertöne gleichzeitig mit dem Grundton angegeben, so hat der entstehende Klang mit dem betreffenden Vocal eine deutliche Aehnlichkeit *).

Den Uebergang zu den Consonanten bildet das H. Es wird erzeugt, wenn ein Luftstrom durch die weit geöffnete Stimmritze gepresst wird, während die Mundhöhle geöffnet ist und keine einem Vocallaut entsprechende Form annimmt. Erfährt dagegen die Mundhöhle an irgend einer Stelle einen Verschluss, so erzeugt der Luftstrom bei seinem Vorbeiströmen an diesem Verschluss ein Geräusch, das je nach dem Ort und der Art des Verschlusses verschieden ist und darnach die verschiedenen Consonanten hervorbringt. Nach dem Ort, an welchem der Verschluss besteht, lassen sich die sämmtlichen einfachen Consonanten in drei Abtheilungen bringen: Bei der ersten Gruppe bilden die Lippen mit einander oder eine der Zahnreihen mit den Lippen den Verschluss, je nach der Art des Verschlusses und dem Grad der Spannung der Lippen entstehen so die Consonanten P, B, F, V, W, M. Bei der zweiten Gruppe wird der Verschluss durch das Anlegen der Zunge an die Zähne oder den harten Gaumen gebildet; es gehören hierher die Consonanten T, D, S, L, N. Bei der dritten Gruppe endlich, welche die Buchstaben K, G, Ch, J, Ng (das n nasale) umfasst, bildet der hintere Theil der Zunge und des Gaumens den Verschluss. Das R kann zu allen drei Gruppen gezählt werden, es entsteht immer, wenn die Ränder des in der Mundhöhle gebildeten Verschlusses in hörbare Vibrationen gerathen; man unterscheidet darnach ein dreifaches R (ein r labiale, linguale und gutturale).

---

*) Donders, Archiv für die holländischen Beiträge, Bd. 1. Helmholtz, Lehre von den Tonempfindungen.

Ueber die Bildung der einzelnen Consonanten ist Folgendes zu bemerken:

1. Gruppe. p wird durch ein plötzliches Oeffnen der vorher geschlossenen oder ein plötzliches Schliessen der vorher geöffneten Lippen erzeugt, während ein Luftstrom gegen die Mundöffnung dringt. b und w entstehen auf dieselbe Weise, nur nimmt bei ihnen die Spannung der Lippen immer mehr ab. f entsteht durch Anlegen der oberen Schneidezähne an die Unterlippe, v ist ein milderes f.

2. Gruppe. t und d entstehen durch Anstemmen der Zunge gegen Schneidezähne und Gaumen, beim d geschieht dieses Anstemmen minder energisch. Beim s wird die Zunge nicht vollständig an den Gaumen angelegt, sondern es bleibt ein kleiner Spalt, durch welchen die Luft hindurchgetrieben wird. l entsteht, wenn, während die Zunge an den Gaumen angestemmt ist, die Luft seitlich neben den Backzähnen durchstreicht. Beim n wird die Zunge wieder ebenso gestellt, der Luftstrom aber durch die Nase getrieben.

3. Gruppe. k und g entstehen, indem der hintere Theil der Zunge an den Gaumen fester oder loser sich anlegt, während der Luftstrom dagegen dringt. Beim ch bleibt zwischen Zunge und Gaumen eine kleine Oeffnung, durch welche die Luft streicht; j hat dieselbe Stellung bei tönender Stimmritze; das gutturale n (ng) endlich entsteht, wenn in dieser Stellung der Luftstrom durch die Nase getrieben wird *).

IV. Die Functionen der Centralorgane.

§. 236. Bau der Centralorgane.

Der Bau der Centralorgane ist in seinen feineren Verhältnissen noch so wenig aufgeklärt, dass die Resultate der anatomischen Untersuchungen bis jetzt nur dürftige Anhaltspunkte für die physiologische Deutung geliefert haben. Für diese ist vor Allem die Kenntniss des Verlaufs der in die Centralorgane eintretenden sowie der in ihnen selbständig auftretenden Nervenfasern und die Einsicht in den Zusammenhang der Nervenzellen unter sich und mit den Nervenfasern von Wichtigkeit. Bis jetzt ist es uns erst möglich ein Bild dieses Faser- und Zellenzusammenhangs für das Rückenmark zu entwerfen, wobei aber dieses Bild in vielen Punkten noch von zweifelhafter Treue ist. Hinsichtlich des verlängerten Marks und Gehirns sind wir auf Andeutungen und theilweise auf Vermuthungen beschränkt.

Die Anschauung über die Structur des Rückenmarks, mit welcher die meisten Untersuchungen in genügendem Einklang stehen, ist folgende (Fig. 128). Die vordern oder motorischen Nervenwurzeln (m) wenden sich, nachdem sie an der Grenze zwischen den Vorder- und Seitensträngen in das Rückenmark eingetreten sind, zu den Vorderhör-

*) Brücke, Wiener Sitzungsberichte, 1849. Derselbe, Grundzüge der Physiologie der Sprachlaute, Wien 1856.

nern der grauen Substanz. Jede Nervenfaser endet auf derselben Seite, auf welcher sie eingetreten ist, in einer der multipolaren Ganglienzel-

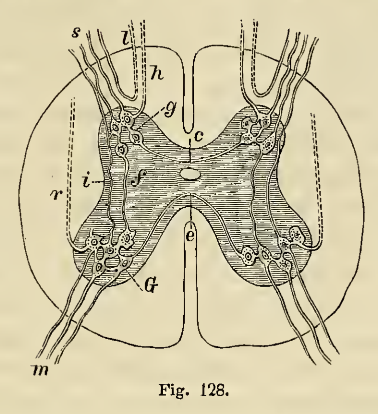


Fig. 128.

len G. Diese letzteren sind theils durch kleine Fäden mit einander in Verbindung gesetzt, theils senden sie Commissurenfasern (e) nach den Zellen der andern Seite, theils treten sie durch Fasern (f) mit den Ganglienzellen der hinteren Hörner in Verbindung, theils endlich gehen von ihnen Fasern aus, welche nach oben steigen, um sich zu den höher gelegenen Theilen des Centralorgans zu begeben (r); vielleicht geht auch ein Theil der von diesen Ganglienzellen ausgehenden Easern direct in die Nervenfasern der hintern Wurzeln über (i). Die Fasern der vordern Wurzeln endigen somit sämmtlich in den Ganglienzellen der Vorderhörner und gehen erst durch die von diesen ausgehenden Fäden nach den verschiedensten Richtungen Verbindungen ein. Anders verhält es sich mit den Fasern der hintern oder sensibeln Wurzeln (s). Von diesen biegt ein Theil alsbald nach oben um (l), ein anderer geht, wie schon bemerkt, direct zu den Ganglienzellen der Vorderhörner (i), doch ist dies noch zweifelhaft. Die übrigen Fasern endigen in den kleineren Ganglienzellen der hinteren Hörner (g). Diese letzteren stehen dann, ebenso wie die Ganglienzellen der Vorderhörner, theils unter sich theils mit Zellen der andern Seite (c) theils mit Zellen der Vorderhörner in Verbindung (f), theils endlich senden sie Fasern nach oben zu den höheren Theilen des Centralorgans (h).

Im verlängerten Mark sind theils die Fortsetzungen der im Rückenmark nach oben verlaufenden Nervenstränge enthalten, theils treten in ihm neue Nervengebilde auf. Nach Schröder van der Kolk gehen allein die vordern Rückenmarksstränge unmittelbar zum Gehirn weiter, indem sie nach vorheriger Kreuzung die Pyramiden bilden. Die Seitenstränge, welche vorzugsweise die Nervenfasern für die Athmungsmuskeln führen, endigen ganz oder grösstentheils in einer Masse von Ganglienzellen, die auf dem Boden des nach hinten als Rautengrube zu Tage getretenen Centralkanals gelegen ist, und die der grauen Substanz

der Vorderhörner entspricht. Ebenso endigt der grösste Theil der Hinterstränge im verlängerten Mark, in den zu beiden Seiten der Rautengrube gelegenen grauen Massen, die den hinteren Hörnern des Rückenmarks correspondiren. Von den Ganglienzellen dieser grauen Massen nehmen dann neue Fasern ihren Ursprung, die nach oben zum Gehirn treten. Als neue Nervengebilde des verlängerten Marks sind die nach aussen von den Pyramiden gelegenen Oliven und die nach hinten von diesen gelegenen strangförmigen Körper (corpora restiformia) zu betrachten. Man sieht dieselben als eine Art Hülfsganglien an, von deren grauen Kernen aus theils Fasern zu peripherischen Nerven oder zu den Ganglienzellen, in welchen peripherische Nerven endigen, theils Fasern nach oben zum Gehirn sich erstrecken; so stehen die Oliven mit dem Hypoglossus- und die strangförmigen Körper mit dem Vaguskern in Zusammenhang. Ausserdem bestehen Quercommissuren, durch welche Ganglienzellen beider Hälften mit einander in Verbindung gesetzt sind. Der Zusammenhang des verlängerten Marks mit dem Gehirn wird vermittelt durch die Varolsbrücke. In ihr ziehen längs verlaufende Fasermassen, welche aus den Pyramiden hervorgehen und dann durch die Hirnstiele in das Gehirn übergehen. Umgeben sind diese Längsfasern von einer Menge von Querbündeln, welche theilweise in die kleinen Hirnschenkel treten. Zahlreiche Kerne grauer Substanz sind in diese Nervenstränge eingestreut.

Das kleine Gehirn wird seinem grössten Theil nach aus weisser Nervenmasse zusammengesetzt, deren Faserstränge theils vom verlängerten Mark theils von der Brücke kommen theils zum grossen Gehirn gehen (crura cerebelli ad med. oblongatam, ad pontem und ad cerebrum); graue Substanz mit Ganglienzellen findet man nur als Belegung des vierten Ventrikels und der Windungen sowie im gezahnten Kern. Das grosse Gehirn besteht, so viel die bis jetzt äusserst dürftige Erforschung desselben zu sagen erlaubt, theils aus Faserzügen und Gangliengruppen, die mit den tieferen Centralorganen in Verbindung stehen, die Hirnstiele und die Hirnhügel, theils aus selbständigeren Gebilden, die mit den tieferen Centralorganen jedenfalls nur lose verknüpft zu sein scheinen, das Fasersystem der Hemisphären mit ihrer grauen Rindenschichte, das Hirngewölbe und die Quercommissuren der Hirnhälften.

Hinsichtlich der Structur des Rückenmarks sind ziemlich alle Beobachter darin einig, dass von den Nervenfasern der hintern Wurzeln ein Theil unmittelbar in die Höhe steigt, während die Nervenfasern der vordern Wurzeln sämmtlich in Ganglienzellen endigen; ebenso ist die Verbindung der letztern unter einander und mit den Zellen der Hinterhörner nicht bestritten. Mehr aus physiologischen Thatsachen gefolgert hat man dagegen den unmittelbaren Zusammenhang von Fasern der hintern Wurzeln mit Zellen der Vorderhörner. Da die hintern Wurzeln, ehe sie in das Rückenmark treten, die Spinalganglien durchsetzen, so wäre es wohl annehmbar, dass jene Fasern, die im Rückenmark erst unmittelbar zu Ganglienzellen treten, schon in dem Ganglion Zellen durchlaufen

hätten; wenn man die Spinalganglien als integrirende Theile dem Rückenmark zurechnete, so würde damit der wesentliche Unterschied in der Anordnung der hintern und der vordern Rückenmarkshälfte verschwinden. Die Structur der hintern Hörner ist übrigens im Allgemeinen wegen der Kleinheit der meisten ihrer Zellen schwieriger zu erforschen, und es gehen desshalb die Ansichten über sie weiter aus einander. Viele, namentlich Bidder und seine Schüler, erklären die graue Substanz dieser Hörner grösstentheils für Bindegewebe, ihre Zellen für Bindegwebszellen. Diese Ansicht hat für die kleineren Zellen in der That vieles für sich, und wenn man, worauf wir in §. 177 schon hingewiesen haben, zwischen Bindegewebs- und Nervenzellen überhaupt keine scharfe morphologische Grenze erkennen kann, so hat solch' ein untermischtes Vorkommen durchaus nichts unwahrscheinliches *).

In den Angaben über den Bau des verl. Marks sind wir Schroeder van der Kolk gefolgt. In der grauen Rindenschichte des Kleinhirns hat uns Gerlach eine eigenthümliche Verbindungsweise der Nervenzellen und Nervenfasern kennen gelehrt. Es strahlen nämlich hier die Nervenfasern pinselförmig aus, einzelne ihrer feinen Fortsätze gehen dann in Nervenzellen über, die sich noch einmal gegen die Hirnoberfläche zu verzweigen. Die Nervenzellen des grossen Hirns zeigen, ähnlich wie die Zellen der Vorder- und Hinterhörner des Rückenmarks, auffallende Grössenunterschiede. In den Hirnstielen und Hirnhügeln findet man nämlich sehr grosse Zellen mit vielen Ausläufern, in der Hirnrinde dagegen kleinere Zellen mit weniger Ausläufern **).

§. 237. Functionen des Rückenmarks.

Das Rückenmark leitet die an der Peripherie des Körpers stattfindenden Empfindungseindrücke nach dem Gehirn und überträgt die im Gehirn stattfindenden Impulse des Willens auf die willkürlichen Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten; es überträgt ferner innerhalb seiner Substanz die Erregungen von einer Faser auf die andere und bewirkt so theils Reflexbewegungen theils Mitempfindungen theils Mitbewegungen; in beschränkterem Grade endlich vermag dieses Centralorgan auch selbständig Impulse zu ertheilen und in Folge dessen Bewegungen zu erzeugen, und zwar scheint das letztere Vermögen um so mehr beschränkt zu sein, je entwickelter die höheren Centralorgane bei der betreffenden Thierspecies sind. Wir haben hiernach das Rückenmark zu betrachten 1) als Leitungsorgan, 2) als Uebertragungsorgan und 3) als selbständiges Centralorgan.

---

*) Ausser einer Anzahl in Dorpat erschienener Dissertationen vergl. über die Structur des Rückenmarks namentlich: Stilling, neue Untersuchungen über den Bau des Rückenmarks, Frankfurt 1856. Bidder und Kupffer, Untersuchungen über die Textur des Rückenmarks, Leipzig 1857. Wagner, neurologische Untersuchungen. Schröder van der Kolk, Bau und Function der medulla spinalis und oblongata, Braunschweig 1859.

**) Schröder van der Kolk, a. a. O. Gerlach, mikroskopische Studien, Erlangen 1858.

Ueber die Leitung der Empfindungseindrücke und der Bewegungsimpulse im Rückenmark existiren hinsichtlich der Bahnen, auf welchen diese Leitung geschieht, noch immer widersprechende Ansichten. Diejenige Anschauung über die Leitungswege im Rückenmark, welcher die meisten Beobachtungen sich fügen, ist folgende. Die Fasern, welche die Bewegungsimpulse vom Gehirn zu den Muskeln leiten, kreuzen sich sämmtlich im verlängerten Mark, und zwar in den als Pyramiden bezeichneten Fortsetzungen der Vorderstränge. Eine Störung in der einen Hirnhälfte, welche die Fähigkeit der Bewegungsimpulse aufhebt, hat daher am Rumpf und den Extremitäten eine Bewegungslähmung auf der entgegengesetzten Seite zur Folge: ist die Störung rechts, so ist die Lähmung auf der linken, ist die Störung links, so ist die Lähmung auf der rechten Seite. Im Rückenmark selbst laufen aber dann die Bewegungsimpulse theils in den gleichseitigen Vordersträngen, theils in der grauen Substanz nach abwärts, bis sie durch die vordern Wurzeln der Rückenmarksnerven austreten. Durchschneidung einer Rückenmarkshälfte hat daher Bewegungslähmung auf derselben Seite zur Folge, die aber nach Einigen nicht vollständig sein soll, was daraus erklärt wird, dass die graue Substanz, die selbst übrigens auf directe Reizung keine Erregung der unterhalb abgehenden Bewegungsnerven veranlasst, nach allen Richtungen Bewegungsimpulse übertragen könne. Von Schiff wird daher die graue Substanz mit Rücksicht auf diese Function als kinesodische Substanz bezeichnet, im Unterschied von der motorischen Substanz der Bewegungsnerven, welche nicht nur die Reizung leiten, sondern auch selbst reizbar sind. Vollständige Bewegungslähmung erzeugt die Durchschneidung der vordern Wurzeln, woraus folgt, dass durch diese Wurzeln sämmtliche motorische Fasern der Rückenmarksnerven aus dem Mark austreten. Die Leitung der Empfindungseindrücke geschieht in den Hintersträngen des Rückenmarks. Wie die motorischen Fasern durch die vordern, so treten die sensibeln Fasern durch die hintern Wurzeln in das Mark ein. Durchschneidung der hintern Wurzeln hebt daher die Empfindung in den von den betreffenden Rückenmarksnerven versorgten Hauttheilen auf. Unmittelbar nach ihrem Eintritt in das Mark müssen die Empfindungsfasern sich kreuzen, so dass die von der rechten Körperseite kommenden sensibeln Nerven im linken, die von der linken Körperseite kommenden im rechten Hinterstrang nach oben laufen. Durchschneidet man daher eine Rückenmarkshälfte, so leidet, während die Bewegung auf derselben Seite gelähmt ist, die Empfindung auf der entgegengesetzten Seite. Auf der Seite der Durchschneidung besteht sogar, wie Schiff und Brown-Séquard übereinstimmend beobachtet haben, erhöhte Empfindlichkeit der von den unterhalb abgehenden Nerven versorgten Hautstellen. Die nämlichen Forscher haben ferner festgestellt, dass die graue Substanz, obgleich sie selbst für Reize unempfindlich ist, doch Empfindungseindrücke zum Gehirn zu leiten vermag; Schiff bezeichnet

sie mit Rücksicht auf diese Function als ästhesodische Substanz. Durchschneidet man daher eine Rückenmarkshälfte, so wird die Empfindung der entgegengesetzten Seite nicht gänzlich aufgehoben, sondern bloss geschwächt, und durchschneidet man beide Markhälften in verschiedener Höhe, so bleibt für beide Seiten eine schwache Gefühlsleitung bestehen; das nämliche tritt ein, wenn die obere und untere Markhälfte in verschiedener Höhe durchschnitten werden. Aus diesen von den genannten Beobachtern noch manchfach modificirten Versuchen ist der Schluss zu ziehen, dass die graue Substanz nach allen Richtungen die Empfindungseindrücke leitet und daher, wenn nur eine kleine Substanzbrücke grauer Masse erhalten wird, auch eine, wenn gleich sehr geschwächte Empfindung zurückbleibt.

Die Physiologie der Leitungswege im Rückenmark beginnt mit dem von Carl Bell zuerst bloss als kühne Hypothese aufgestellten Satz, dass die sensibeln Fasern durch die hinteren, die motorischen Fasern durch die vordern Wurzeln in das Mark eintreten, eine Hypothese, welche durch die Versuche von J. Müller und Panizza über die Erfolge der Durchschneidung und Reizung der Rückenmarkswurzeln zum Gesetz erhoben wurde. Der von Magendie und neuerlich von Bernard und Schiff erhobene Widerspruch, wornach auch in den vordern Wurzeln sensible Fasern vorkommen sollen, erklärt sich aus der in §. 184 erörterten Thatsache der Uebertragung der Erregung von einer Faser auf eine andere ihr naheliegende (der s. g. paradoxen Zuckung), falls nicht die Angabe von Schiff sich bestätigen sollte, dass nach Durchschneidung der hintern Wurzeln auch einzelne Fasern in den vordern Wurzeln die nach Durchschneidungen eintretende Atrophie zeigen, wornach man freilich annehmen müsste, dass durch die hintern Wurzeln ausgetretene sensible Fasern in den vordern Wurzeln wieder nach dem Mark zurückkehren Zweifelhafter ist die Frage, ob die Bewegungsempfindungen (§. 205) durch die vordern oder durch die hintern Wurzeln geleitet werden. Wenn jedoch, wie wir annehmen mussten, die Bewegungsempfindungen nur Empfindungen der Intensität des stattgefundenen Impulses sind, so bedürfen dieselben überhaupt keiner Nervenfasern zu ihrer Leitung, sondern sie werden in den impulsgebenden Zellen selber stattfinden.

Als einmal festgestellt war, dass die sensibeln und motorischen Fasern getrennt in das Mark eintreten, lag die Vermuthung nahe, dass sie in diesem auf ähnliche Weise getrennt verlaufen, und dass demnach die Hinterstränge die sensibeln, die Vorderstränge die motorischen Fasern enthalten. In der That erklärte Longet, dass diese Vermuthung experimentell sich bestätige: Reizung der Vorderstränge bewirkt nach ihm Bewegung, Reizung der Hinterstränge Empfindung. Als aber später van Deen, Stilling, Eigenbrodt u. A. den Reizungsversuchen Durchschneidungsversuche der einzelnen Theile des Rückenmarks substituirten, fiengen an sich Zweifel an Longet's Resultaten zu regen. Zunächst gieng aus diesen Versuchen hervor, dass schon im Rückenmark eine Kreuzung der sensibeln Fasern stattfinde; Stilling nahm eine theilweise Kreuzung unmittelbar nach dem Eintritt auch für die motorischen Fasern an, was Kölliker auf Grund anatomischer Untersuchungen zu unterstützen suchte. Dagegen konnte die Mehrzahl der Beobachter dieses letztere Resultat nicht bestätigen. Eine neue Reihe merkwürdiger Thatsachen wurde endlich von Schiff und Brown-Séquard an's Licht gezogen. Darunter darf als am sichersten constatirt hervorgehoben werden 1) die Hyperästhesie auf der Seite der Durchschneidung und 2) die Eigenschaft

der grauen Substanz Empfindungseindrücke zu leiten ohne empfindlich zu sein. Die Ursache jener Hyperästhesie ist noch nicht aufgeklärt. Schiff sucht seine Beobachtungen aus dem Satze zu erklären, dass die weissen Hinterstränge die der Tastempfindung dienenden Fasern führten, die graue Substanz dagegen Schmerzempfindungen (Gemeingefühle) zum Gehirn leite. Da wir für das Stattfinden oder Nichtstattfinden von Tastempfindungen bei Thieren kaum je ein sicheres Zeichen besitzen, so scheint dieser Satz noch höchst problematisch. Sehr eigenthümlich ist das Verhalten der Centraltheile, namentlich der grauen Substanz, nach allen Richtungen Empfindung und Bewegung zu leiten, ohne doch bei directer mechanischer oder elektrischer Reizung Empfindung und Bewegung hervorzurufen. Man hat mit Unrecht hierin etwas Widersprechendes und Unvereinbares gefunden. Es ist durchaus kein Grund a priori anzuführen, warum eine Substanz nicht vorkommen sollte, die nicht erregbar durch die gewöhnlichen Reizmittel ist, während sie sehr wohl die durch andere, ihr eigenthümliche Reize (die centralen oder peripherischen Impulse) entstandenen Erregungen fortleitet. Uebrigens ist zu beachten, dass die Empfindungsleitung durch die graue Substanz zweifelloser festgestellt zu sein scheint als die Bewegungsleitung durch dieselbe. Den Ansichten von Schiff und Brown-Séquard ist namentlich Chauveau vielfach entgegengetreten. Ein näheres Eingehen auf die zahlreichen Controversen hinsichtlich der Leitungswege im Rückenmark würde jedoch nutzlos sein; wir mussten uns damit begnügen diejenige Anschauung hinzustellen, die bis jetzt am meisten Halt in den Beobachtungen zu finden scheint *).

Eine Uebertragung der Erregungen innerhalb des Rückenmarks kann stattfinden: 1) von sensibeln auf motorische Fasern (Reflexbewegung), 2) von sensibeln auf sensible Fasern (Mitempfindung), 3) von motorischen auf motorische Fasern (Mitbewegung).

Die erste dieser Ausbreitungsformen der Erregung, die Reflexbewegung, ist weitaus die wichtigste. Sie besteht darin, dass ein auf sensible Nerven angebrachter Reiz von bestimmter Intensität eine mehr oder minder ausgebreitete Muskelzuckung zur Folge hat. Die Zeit, welche von der Einwirkung des Empfindungsreizes bis zum Stattfinden der Muskelzuckung verfliesst, beträgt nach Helmholtz im Mittel die 11- bis 14-fache Grösse der Zeit, welche die einfache Erregungsleitung in den Nerven bedarf, es findet somit bei der Uebertragung der Erregungen innerhalb des Rückenmarks eine beträchtliche Verlangsamung ihrer Fortpflanzung statt. Die Stärke und die Ausbreitung der Reflexzuckungen ist abhängig von der Intensität der Empfindungsreize und von dem durch verschiedene, nicht immer klar erkennbare Einflüsse be-

*) J. Müller, Lehrb. der Physiologie, Bd. 1. Schiff, Lehrb. der Physiologie, Bd. 1. Longet, anatomie et physiologie du système nerveux, t. I. Bernard, leçons sur la physiol. et pathol. du systême nerveux, t. I. Brown-Séquard, researches on the phys. and path. of the spinal cord, Richmond 1855, und journal de la physiol., t. I. von Bezold, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 9. Chauveau, comptes rendus 1857, t. I et II.

dingten Zustand des Rückenmarks. Die Ausbreitung der Reflexzuckungen bei zunehmender Intensität der Empfindungsreize richtet sich nach folgenden Gesetzen: 1) Bei den schwächsten Reizen findet nur auf der gereizten Körperhälfte Reflexzuckung statt (Gesetz der gleichseitigen Leitung für einseitige Reflexe), 2) Breitet die Reflexzuckung, wenn der Reiz wächst, auch auf die andere Körperhälfte sich aus, so ist sie hier anfangs weniger stark und ergreift immer nur solche Muskeln, die auf der gereizten Seite in Reflexzuckung gerathen (Gesetz des ungleich intensiven Auftretens der Reflexe und Gesetz der Reflexsymmetrie), 3) Eine beschränkte Reflexzuckung tritt immer in Muskeln auf, deren Nervenfasern ungefähr in gleichem Niveau mit den gereizten Empfindungsfasern entspringen, bei weiterer Ausbreitung des Reflexes gerathen zunächst die aus dem verlängerten Mark entspringenden Muskeln und sodann sämmtliche Muskeln des Körpers in Zuckungen (Gesetz des dreiörtlichen Auftretens der Reflexe). Die angeführten Gesetze können in ihrem vollständigen Ablauf nur bei einem gewissen mittleren Grad der Reflexerregbarkeit beobachtet werden. Ist die letztere zu gering, so kommt man selbst bei den stärksten Reizen nicht über die erste Stufe hinaus, ist sie zu gross, so wird durch den schwächsten Reiz schon die höchste Stufe, die Reflexzuckung sämmtlicher Körpermuskeln, erreicht.

Der Grad der Reflexerregbarkeit ist von Alter, Jahreszeit, Thierspecies und von unbekannten individuellen Verhältnissen abhängig. In auffallender Weise wird er durch die Einwirkung gewisser giftiger Stoffe auf das Rückenmark beeinflusst. Es gibt reflexerhöhende und reflexlähmende Gifte, doch betrifft dieser Unterschied nur das Vorwiegende der Wirkung: die reflexerhöhenden Gifte, deren hauptsächlicher Repräsentant das Strychnin ist, führen nach einiger Zeit Lähmung herbei, und bei den reflexlähmenden Giften, zu welchen die sämmtlichen Narcotica gehören, geht der Lähmung meistens eine sehr kurze Zeit erhöhter Erregbarkeit voraus. Selbst bei dem Curaragifte beobachtet man zuweilen, ehe die Lähmung eintritt, eine schwache Zunahme der Erregbarkeit.

Einen wichtigen Einfluss auf die Reflexerregbarkeit des Rückenmarks haben die höheren Centralorgane, das Gehirn und verlängerte Mark. Man beobachtet allgemein, dass nach der Köpfung eines Thieres die Reflexerregbarkeit zunimmt. Hieraus lässt sich die Vermuthung schöpfen, dass in den höheren Centralorganen hemmende Vorrichtungen existiren, die, so lang sie mit dem Rückenmark zusammenhängen, die Erregungszustände des letztern herabsetzen. Diese Vermuthung wird durch die Beobachtung unterstützt, dass die Reizung jener Hirntheile, durch deren Abtragung die Reflexe verstärkt werden, umgekehrt die Reflexerregbarkeit herabsetzt; man ist desshalb geneigt zwischen ihnen und dem Rückenmark eine ähnliche Hemmungsbeziehung vorauszusetzen wie zwischen den Ursprungspunkten des Vagus und dem Innervationscentrum des Herzens. Nach Setschenow haben beim Frosch

die Hemmungsmechanismen für die Reflexthätigkeit des Rückenmarks ihren Sitz in den Seh- und Vierhügeln, vielleicht auch im verlängerten Mark. Die Innervation der von diesen Centraltheilen nach dem Rückenmark abgehenden Hemmungsfasern scheint theils durch selbständige Impulse theils ebenfalls auf reflectorischem Wege zu geschehen. Zu den selbständigen Impulsen gehören diejenigen des Willens. Für das Stattfinden von Hemmungsreflexen spricht die Thatsache, dass ein dauernder Reiz, der beliebige sensible Nerven trifft, die Reflexerregbarkeit herabsetzt.

Es gibt drei Hypothesen, durch welche man sich die Uebertragung der Erregung von sensibeln auf motorische Fasern im Rückenmark zu erklären gesucht hat: 1) Volkmann stellte die Vermuthung auf, es dürfte bei blossem Aneinanderliegen von sensibeln und motorischen Fasern ein Ueberspringen der Erregungen möglich sein; diese Hypothese der Uebertragung durch Querleitung ist jetzt allgemein verlassen. 2) Marshal Hall nahm ein besonderes Nervensystem für die Reflexfunctionen, ein excito-motorisches Fasersystem, an; auch diese Hypothese wird jetzt von Niemanden mehr getheilt. 3) Man statuirt einen Zusammenhang zwischen sensibeln und motorischen Fasern durch Ganglienzellen innerhalb des Rückenmarks; dies ist jetzt die allgemein angenommene Ansicht, mit der die anatomischen Thatsachen in genügender Uebereinstimmung stehen.

Die von Setschenow über die Hemmung der Reflexe durch das Gehirn beobachteten Thatsachen werden von Schiff und Herzen theils geleugnet theils anders gedeutet. Sie geben an, dass Trennung irgend eines beträchtlichen Theils des Nervensystems abwechselnd die Reflexerregbarkeit bald herabsetzen bald erhöhen kann. Die Herabsetzung erklären sie aus der starken Reizung, welche die Trennung selbst veranlasse, und wodurch Unempfindlichkeit für schwächere Reize zurückbleibe; die Erhöhung erklären sie daraus, dass der Reiz nach der Trennung nur noch über eine kleinere Bahn sich ausbreite.

Von untergeordneter Bedeutung sind die Erscheinungen der Mitbewegung und der Mitempfindung. Bei der Mitbewegung findet ein Ausstrahlen der Erregung von einem Bewegungscentrum auf andere statt; es gehören hierher namentlich die unwillkürlichen Mitbewegungen, welche unsere willkürlichen Bewegungen begleiten, wie z. B. die Mitbewegungen der Finger. Bekanntlich kann anhaltende Uebung diese Association der Bewegungen lösen, worin der Beweis liegt, dass hier von den höheren Centralorganen ähnliche Hemmungseinflüsse ausgehen, wie wir sie bei den Reflexbewegungen kennen lernten. Die Mitempfindung ist eine Irradiation der Erregung von einem Empfindungscentrum auf andere, die Verbreitung der Schmerzen bei Neuralgieen, der Hustenreiz bei Erregung des äusseren Gehörgangs, der Niessreiz bei Erregung der Conjunctiva des Auges sind hierher gehörige Beispiele. Als eine vierte Form der Erregungsübertragung hat man früher zuweilen auch die Reflexempfindung, das Entstehen von Empfindungen in Folge von Muskelbewegungen, unterschieden. Es ist aber bis jetzt keine Thatsache beigebracht worden, die ein derartiges Uebertragen der Reizung von motorischen auf sensible Nerven bewiese *).

*) Volkmann, Art. Nervenphysiologie in Wagner's Handwörterb., Bd. 2. J. Müller, Physiologie, Bd. 1. Marshal Hall, über das Nervensystem, übers. von Kürschner, Marburg 1840. Pflüger, die sensorischen Func-

Das Rückenmark vermittelt nicht bloss die Leitung und Uebertragung von Erregungen, sondern es ist auch selbständiges Centralorgan. Man erschliesst dies daraus, dass die Bewegungen, welche reflectorisch auf Empfindungsreize eintreten, eine gewisse Zweckmässigkeit zeigen, und dass manche dieser Bewegungen anscheinend mit Ueberlegung geschehen. So beugt z. B. ein enthaupteter Frosch, wenn man ihm den Oberschenkel mit Säure betupft, den Fuss der gereizten Seite und wischt die Säure von der betreffenden Stelle ab. In dieser Erscheinung liegt schon, obgleich sie noch vollkommen dem Gesetz der Reflexbewegungen entspricht, unverkennbar ein zweckmässiges Handeln. Schneidet man nun aber den Fuss ab, so macht der Frosch zuerst einige fruchtlose Versuche mit dem amputirten Bein, dann aber beugt er den andern Schenkel und wischt nun mit dem Fuss dieser Seite die Säure ab. In dieser Wahl liegt anscheinend Ueberlegung und Absicht. Man hat, da wir ein zweckthätiges und überlegtes Handeln nur aus unserm Bewusstsein kennen, geglaubt dieser Erscheinungen wegen auch dem Rückenmark einen niederen Grad von Bewusstsein zusprechen zu müssen. Diese Folgerung ist jedoch nicht gerechtfertigt. Es ist bekannt, dass unsere eigenen willkürlichen und bewussten Handlungen in Folge der Einübung leicht instinctiv werden, d. h. vollkommen unwillkürlich und unbewusst geschehen. Wir müssen in diesen Fällen offenbar voraussetzen, dass bestimmte Gruppen von Nervenzellen und Nervenfasern, deren gemeinsame Erregung anfänglich durch den Willen veranlasst wird, durch diese häufige Gemeinsamkeit der Erregung in einen innigeren functionellen Zusammenhang treten. So lassen sich daher auch jene Handlungen geköpfter Thiere ebensowohl als Nachwirkungen eines zuvor das Rückenmark beeinflussenden Bewusstseins wie als Wirkungen eines im Rückenmark selbst gegenwärtigen Bewusstseins verstehen. Dieser Zusammenhang bestimmter Theile des Centralorgans zu zweckthätigen Aeusserungen kann ferner nicht bloss ein während des Bestehens des individuellen Bewusstseins erworbener, sondern auch ein ererbter sein. Denn wir beobachten, dass individuelle Eigenthümlichkeiten sich fortpflanzen: die durch Generationen hindurch erzeugte Beschaffenheit des Centralorgans wird vermöge des Vererbungsgesetzes bei der Entwicklung schon bis zu einem gewissen Grade sich ausbilden. Diese ererbte Disposition dürfte namentlich jene den Aeusserungen enthaupteter Thiere ähnlichen Instincthandlungen erklären, die man bei hirnlosen Missgeburten zuweilen beobachtet hat. Was dieser Ableitung der Actionen des Rückenmarks aus erworbenen oder ererbten Dispositionen die grössere Wahrscheinlichkeit gibt ist die Thatsache, dass dieselben immerhin nicht

---

tionen des Rückenmarks, Berlin 1853. Setschenow, über die Hemmungsmechanismen für die Reflexthätigkeit des Rückenmarks, Berlin 1863. Herzen, sur les centres modérateurs de l'action réflexe, Turin 1864.

in der Weise selbständig auftreten wie die vom Gehirn abhängigen bewussten Handlungen, sondern dass sie stets einen äusseren Reiz voraussetzen und mit der Beseitigung des Reizes alsbald zum Stillstande kommen.

Man leugnete früher jede selbständige Action des Rückenmarks, man hielt dasselbe bloss für ein Leitungs- und Uebertragungsorgan. Die Zweckmässigkeit der Reflexbewegungen glaubte man in dem Mechanismus der Reflexe begründet. Pflüger hat zuerst auf die anscheinende Ueberlegung, die manchen Handlungen enthaupteter Thiere zu Grunde liegt, hingewiesen. Er glaubte daraus folgern zu dürfen, dass das Rückenmark Träger eines gewissen Bewusstseins und Willens sei. Vielfacher Widerspruch erhob sich gegen diese Ansicht. Die Meisten machten den misslingenden Versuch die Erscheinungen aus der alten Hypothese des Reflexmechanismus zu deuten. Eine Seite der nach unserer Ansicht wahrscheinlich richtigen Erklärung fand Lotze, indem er andeutete, dass die selbständigen Actionen des Rückenmarks nicht als Aeusserungen einer fortlebenden Intelligenz sondern als einer in ihren Nachwirkungen noch vorhandenen aufgefasst werden könnten. Auf die andere Seite, auf die Vererbung der physischen Dispositionen, glaube ich zuerst hingewiesen zu haben. Ausserdem aber muss ich hervorheben, dass die Anschauung vom Wesen des Bewusstseins, die uns die Experimentalpsychologie liefert, ein Bewusstsein in dem vom Gehirn getrennten Rückenmark nur unmittelbar nach der Trennung unwahrscheinlich macht, während eine Ausbildung von Bewusstsein in diesem Centralorgan nach seiner Trennung durchaus nichts gegen sich hat. Die allmälige Vervollkommnung in den Handlungen enthirnter Thiere scheint für eine solche zu sprechen *).

§. 238. Functionen des verlängerten Marks.

Das verlängerle Mark leitet die durch das Rückenmark ihm zufliessenden Erregungen nach dem Gehirn weiter, es überträgt sensible auf motorische Erregungen, und es besitzt die Fähigkeit der selbständigen Innervation. Unter diesen Verrichtungen sind diejenigen der Uebertragung der Erregungen die wichtigsten. Das verlängerte Mark ermöglicht durch seine Zellen- und Faserverknüpfungen gewisse zusammengesetzte Bewegungen, die mehr oder minder regelmässig wiederkehren und für den Organismus meist von grosser Bedeutung sind. Diese Bewegungen sind Reflexe, die durch Einrichtungen, welche sich grösstentheils im verlängerten Mark selber befinden, so moderirt werden, dass sie fortwährend dem Bedürfniss des Organismus sich anpassen. In dieser Moderation besteht die Thätigkeit des verlängerten Marks als eines selbständigen Centralorgans. Die zusammengesetzten Bewegungen, die hierher gehören, sind folgende: 1) Die Athmungs- und Herzbe-

---

*) Pflüger, die sensorischen Functionen des Rückenmarks der Wirbelthiere, Berlin 1853. Auerbach, Günsburgs med. Zeitschr., 1856. Goltz, Königsberger med. Jahrbücher, Bd. 1. Lotze, Göttinger gelehrte Anzeigen, 1853. Wundt, Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele, Bd. 2.

wegungen. Das Centrum für die Regulirung dieser Bewegungen ist die graue Substanz am untern Ende der Rautengrube: Plötzliche Zerstörung dieser Substanz bringt momentanen Stillstand der Athmungs- und Herzbewegungen hervor, daher diese Stelle von Flourens als Lebensknoten (noeud vital) bezeichnet wurde; dagegen können die Thiere eine allmälige Degeneration dieses Centrums längere Zeit überleben; der Einfluss auf die Herzbewegungen hört nach der Durchschneidung der Lungenmagennerven auf. 2) Die Schluckbewegungen. Sie haben nach Schröder van der Kolk ihr Centrum in den so genannten Nebenoliven (oder untern Oliven), welche mit den Kernen des Hypoglossus und Accessorius in nächster Verbindung stehen. Der sensible Reiz, welcher die Erregung dieser Wurzeln auslöst, wird durch die Gaumenäste des Trigeminus zugeleitet; ausserdem überbringen vom Gehirn herabsteigende Fasern die Impulse des Willens. 3) Die mimischen Bewegungen. Sie haben nach Schröder ihr Centrum in den Oliven, namentlich im obersten Theil derselben.

Ausser diesen besondern Bewegungscentren scheint das verlängertes Mark das gemeinsame Reflexcentrum des ganzen Körpers zu enthalten. Nach Kussmaul und Tenner entstehen bei plötzlicher Abschneidung der Blutzufuhr zum Gehirn allgemeine fallsuchtartige Zuckungen. Die Ursache dieser Zuckungen sowie der epileptischen Krämpfe überhaupt liegt nach Schröder van der Kolk im verlängerten Mark. Eine Beziehung dieses Centraltheils zu dem Stoffwechsel wird endlich durch die nach Verletzung des Bodens der vierten Hirnhöhle eintretende vermehrte Zuckerbildung in der Leber angedeutet.

Ueber die einzelnen Functionen, für welche das verlängerte Mark Reflex- und Innervationscentrum ist, haben wir im Einzelnen schon gehandelt. Wir verweisen rücksichtlich der Athmungsbewegungen auf §. 145, der Herzbewegungen auf §. 130, der Schluckbewegungen auf §. 80, die Zuckerbildung auf §. 140 *).

§. 239. Functionen des kleinen und grossen Gehirns.

Das kleine Gehirn ist auf Reizung seiner Substanz weder empfindlich, noch regt es Bewegungen an. Dagegen beobachtet man nach Abtragung oder pathologischer Zerstörung desselben Erscheinungen, wornach wir dasselbe mit Flourens als Organ für die Coordination unserer willkürlichen Bewegungen ansehen können. Zerstörung oder Verletzung des kleinen Gehirns hat nämlich meistens Schwäche und völlige Regellosigkeit der Bewegungen, manchmal auch eine seltsame Neigung zu Rückwärtsbewegungen zur Folge. Welche Einricht-

*) Flourens, compt. rend. 1851 et 1862. Kussmaul und Tenner, Moleschott's Untersuchungen Bd. 3. Schröder van der Kolk, über den Bau und die Functionen der medulla spinalis und oblongata, Braunschweig 1858.

ungen im kleinen Hirn existiren, wodurch die Bewegungen ihre Ordnung und ihr richtiges Maass empfangen, ist völlig unbekannt.

Das grosse Gehirn steht, wie physiologischer Versuch und pathologische Beobachtung lehren, zu den höheren Seelenthätigkeiten im nächsten Zusammenhang. In welcher Weise aber die einzelnen Theile des Grosshirns hierbei zusammenwirken, ist noch völlig unaufgeklärt. Aus den anatomischen Verhältnissen schliesst man, dass die Hirnhügel die Centra für die Eindrücke der höheren Sinne und die von ihnen unmittelbar abhängigen Bewegungen sind, während in den Hemisphären die selbständige Verarbeitung jener Eindrücke stattfinde; namentlich scheinen beim Menschen und den höheren Thieren die bewussten Actionen an die Hemisphären gebunden zu sein. Hiermit stimmt auch überein, dass mit der Intelligenz der Arten und der Individuen im Allgemeinen die Grösse und der Windungsreichthum der Grosshirnhemisphären zunimmt.

Nach der Exstirpation des kleinen Gehirns dauern Bewusstsein und Sinneswahrnehmungen fort; dagegen zeigen sich auffallende Störungen in den Muskelbewegungen: die Thiere zittern, bewegen sich schwankend, nur nach einer Seite, u. s. w. Ebenso treten nach Ausrottung der Streifenhügel, der Sehhügel und Hirnschenkel Bewegungsstörungen ein. Sehr häufig ist namentlich eine fortwährende Bewegung im Kreis herum (Zwangsbewegung, Manège-Bewegung). Nach Abtragung der Grosshirnhemisphären verfallen die Thiere in einen soporösen Zustand, wobei übrigens reflectorische und instinctive Bewegungen in Folge von Sinneserregungen fortdauern: die Thiere entfliehen auf Schmerzeindrücke, erschrecken durch einen starken Schall, die Pupille bleibt beweglich, u. s. w. Eine eingehendere Zergliederung des Gehirns, welche die Beziehung der einzelnen Hirntheile zu den psychischen Functionen mehr in's Einzelne verfolgen wollte, ist bis jetzt noch fast ganz erfolglos geblieben, wenn auch zahlreiche Vivisectionen und pathologische Beobachtungen einzelne Bausteine zu einer künftigen Hirnphysiologie geliefert haben. Ohne sichere Erfahrungsgrundlage und alles psychologischen Verständnisses ermangelnd hat die Kranioskopie die Lücken des Wissens durch willkürliche Erfindungen auszufüllen gesucht *).

§. 240. Functionen des Sympathicus.

Der Sympathicus bildet ein System von Ganglienzellen und Nervenfasern, welches mit dem Hirn und Rückenmark auch physiologisch in vielfacher Verbindung steht. Die Ganglien des Sympathicus sind Cen-

*) Flourens, recherches expér. sur les fonctions du système nerveux, 2me édit. Paris 1842. Longet, anatomie et physiologie du système nerveux. Brown-Séquard, course of lectures on the physiology and pathology of the central nervous system, London 1861. R. Wagner, kritische und experimentelle Untersuchungen über die Hirnfunctionen, Göttinger Nachrichten, 1858—62.

tralorgane, die von den Centren des cerebrospinalen Systems zwar beeinflusst werden, daneben aber doch auch eine gewisse Selbständigkeit besitzen. Als selbstständige Centralorgane können sie in den aus ihnen entspringenden Fasern Bewegungen anregen oder hemmen, Secretionen in Gang setzen und Empfindungseindrücke in Bewegungsreflexe umwandeln. Durch die Verbindung mit Hirn und Rückenmark können diese Impulse der eigentlich sympathischen Centren entweder angeregt oder gehemmt werden. Ausserdem finden höchst wahrscheinlich sowohl Reflexe von sensibeln cerebrospinalen auf motorische sympathische als von sensibeln sympathischen auf motorische cerebrospinale Fasern statt.

Als bewegende Wirkung im Gebiet des sympathischen Nerven kennen wir z. B. diejenige des Halssympathicus auf den Radialmuskel der Iris, als hemmende Wirkung diejenige des Splanchnicus auf die Darmbewegungen. Ein Beispiel wahrscheinlicher Anregung sympathischer Impulse durch die Innervation vom Hirn aus ist die Wirkung der Vagusreizung auf die Darmbewegungen; da die Vagusfasern sich zu sympathischen Ganglien begeben, und da überdies es meistens einer gewissen Dauer bedarf, bis der Erfolg der Reizung eintritt, so ist zu vermuthen, dass die directe Innervation von den sympathischen Centren aus geschehe, und dass die Erregung der Vagusfasern nur diese Innervation wach ruft. Ein Beispiel einer Hemmung sympathischer Impulse ist dagegen die Wirkung des Vagus auf das Herz. Als Reflexe innerhalb des Sympathicus selbst lassen die auf Reizung der Darmschleimhaut eintretenden peristaltischen Bewegungen sich deuten. Ein Reflex zwischen sensibeln cerebrospinalen und motorischen sympathischen Fasern ist die nach Scanzoni's Entdeckung auf Reizung der Brustwarzen eintretende Bewegung der Uterusmuskulatur. Reflexe zwischen sensibeln sympathischen und motorischen cerebrospinalen Fasern sind dagegen die Bewegungen des Erbrechens und der Kothentleerung. Die Functionen der wichtigsten Einzeltheile des sympathischen Systems haben wir schon bei den betreffenden zusammengesetzten Verrichtungen besprochen. Vergl. über die Innervation des Nahrungsschlauchs §. 80—82, über die Innervation des Herzens §. 130, über die Innervation der Gefässe §. 137, über die Innervation der Iris §. 211.

Nicht in allen Fällen, in welchen man eine bestimmte Function sympathischen Fasern zuschreibt, ist dies mit voller Evidenz erwiesen, sondern zuweilen bleibt der Einwand gestattet, dass die betreffende Function cerebrospinalen Fasern zukomme, welche bloss die Ganglien des Sympathicus durchsetzen. So könnte z. B. die erregende Wirkung des Vagus auf die Darmbewegung auch durch directe Innervation von Seite dieses Nerven zu Stande gebracht werden. Man hat neuerdings ein sinnreiches Mittel aufgefunden, um die aus sympathischen Ganglienzellen entspringenden Fasern sicherer als es die blossen anatomischen Unterschiede gestatten (§. 177) von den cerebrospinalen Fasern zu trennen. Man durchneidet nämlich nach dem Vorgang von Budge und Waller die Verbindungsäste zwischen den Spinalnerven und dem Sympathicus. Jeder durchschnittene Nerv atrophirt nun unter den Erscheinungen der Verfettung von seinem peripherischen Durchschnittsstumpf an. Es atrophiren also nach jenem Versuch alle Fasern, die aus dem Rückenmark entspringen, während die in den Ganglien des Sympathicus selbst wurzelnden erhalten bleiben. Die Resultate der so angestellten Beobachtungen haben nun bisher bloss ergeben, dass die Mehrzahl der einen sympathischen Nerven zusammensetzenden

Fasern ihr Centrum in einem Ganglion haben, während dabei allerdings auch immer einzelne cerebrospinale Fasern sich beigemengt finden. Abgesehen von dieser die allgemeine Frage nach der Abhängigkeit des Sympathicus in demselben Sinn, wie es schon die anatomischen Verhältnisse thun, bestätigenden Thatsache sind aber auf dem angegebenen Wege noch keine für das Bedingtsein einzelner Functionen entscheidenden Ergebnisse erhalten worden *).

*) Bidder und Volkmann, die Selbständigkeit des sympathischen Nervensystems, Leipzig 1842. Budge, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 3. Schiff, Archiv f. physiol. Heilk., Bd. 9. Küttner, Dissertat. Dorpat 1854.

Dritter Abschnitt.

Physiologie der Zeugung und Entwickelung.

I. Die Zeugung.

§. 241. Bau der Zeugungsorgane.

Die Zeugungsorgane des Mannes und des Weibes entwickeln sich von einer vollkommen übereinstimmenden Anlage aus und zeigen trotz der Verschiedenheit ihrer Entwicklung noch im geschlechtsreifen Zustand eine analoge Bildung. Bei beiden Geschlechtern zerfällt das ganze System der Sexualorgane in die Keimdrüse, in die Leitungswege der Geschlechtsproducte und in die Anhangsapparate dieser Leitungswege, die Begattungsorgane.

Die Keimdrüse des Weibes, der Eierstock, hat den Bau einer folliculären Drüse. Er besteht aus einem ziemlich festen, fibrösen Gewebe, zwischen dem sich einzelne Bälge (follicula Graafiana) befinden. Die kleinsten dieser Bälge sind nur mikroskopisch sichtbar, die grössten messen bis zu 3'''. Ein jeder Balg besteht 1) aus einer äusseren faserigen Zellgewebsschichte, 2) aus einer weichen, gefässreichen Eigenmembran (ovisaccus nach Barry) und 3) aus einem die Innenfläche auskleidenden körnigen Epithel, das man als Körnermembran (membrana granulosa) bezeichnet. Der Balg ist erfüllt mit einer ziemlich klaren Flüssigkeit, in der sich Eiweisskörnchen und Fetttröpfchen suspendirt finden. An einer bestimmten Stelle der Körnermembran sind die Epithelkörner stärker angehäuft und umgeben hier das Eichen, das die Beschaffenheit des in §. 70 (S. 154) im Allgemeinen beschriebenen Säugethiereies besitzt.

Die Keimdrüse des Mannes, der Hoden, hat den Bau einer tubulösen Drüse. Er besteht aus einer Menge von Röhren, den s. g. Samen-

kanälchen, deren jedes blind endigt, gegen die Oberfläche knäuelförmig verschlungen ist, mehrfach sich theilt und, indem es durch eine von dem Highmore'schen Körper ausgehende bindegewebige Scheidewand umhüllt wird, ein Hodenläppchen ausmacht. Im Maschenwerk des Highmore'schen Körpers fliessen die Kanälchen in eine kleinere Anzahl zusammen, treten in den Nebenhoden ein, in welchem sie geschlängelt verlaufen, und aus welchem sie in den Samenleiter zusammenmünden. Jedes Samenkanälchen besteht aus einer äussern Bindegewebsschichte, aus einer structurlosen Eigenmembran und aus einer einfachen Epithellage polygonaler Plättchen. Vor dem Eintritt der Geschlechtsreife ist das Lumen des Samenröhrchens mit kleinen hellen Zellen erfüllt, welche den wandständigen ziemlich gleichen, nur eine sphärischere Form besitzen. Indem diese Zellen sich vergrössern, werden sie zu den Keimzellen der Samenelemente. Die Keimzelle entspricht dem Ei. Sie geht zunächst eine Umwandlung ein, welche dem Furchungsprocess des befruchteten Eies ähnlich ist. Es bilden sich nämlich in ihr eine Menge von Tochterzellen. In diesen Tochterzellen verschwindet bald der Kern, sie werden oval und lassen an ihrem einen Ende einen fadenförmigen Fortsatz hervorwachsen: die Zelle selbst wird so zum Kopf, das ausgewachsene Stück zum Schweif des Samenkörperchens. Die fertigen Samenkörperchen liegen zunächst eingerollt in der Samenzelle. Sie werden frei, indem sie sich strecken, und indem so Kopf und Schweif gleichzeitig die Membran der Samenzelle durchboren.

Pflüger hat neuerdings die früher schon von Valentin ausgesprochene Ansicht, dass der Eierstock gleich dem Hoden eine tubulöse Drüse sei, durch ausführliche Untersuchungen zu begründen gesucht. Nach ihm besteht der Eierstock immer aus Röhren, deren Lumen nur an den meisten Stellen zu verschwinden pflegt: die Follikel sind die zurückbleibenden und beträchtlich wachsenden Erweiterungen dieser Röhren. Von früh an machen sich nach Pflüger zwei Arten von Zellen in den Eischläuchen bemerklich (ähnlich wie in den Samenkanälchen), deren eine später die membrana granulosa bilden, während die andern, die beträchtlich wachsen und häufig spontane Bewegungen zeigen, zu Eiern werden. Die Körnerschichte umgibt nach Pflüger nicht bloss das Ei, sondern ragt auch an einer Stelle durch die Zona pellucida hindurch in den Inhalt hinein, so dass hier also auch am menschlichen Ei eine Mikropyle sich nachweisen lasse. Andere Beobachter, namentlich Grohe und Schroen, haben dieser Auffassung der Entwicklung des Eierstocks und Eies widersprochen. Grohe beschreibt in Uebereinstimmung mit den früheren Untersuchern Bischoff und Barry einen Zellenhaufen als die erste Anlage des künftigen Follikels: in der Mitte dieses Haufens liegt das künftige Ei, die übrigen Zellen sind die Vorgebilde der membrana granulosa. Eine dritte Ansicht über den Bau des Eierstocks, die aber ebenfalls die ursprünglich follikuläre Beschaffenheit dieser Drüse behauptet, ist von Spiegelberg aufgestellt werden. Nach ihm ist der ganze Follikel ursprünglich eine Zelle, das Ei und die membrana granulosa entstehen in ihr durch Tochterzellenbildung*).

*) Pflüger, über die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen, Leip-

Die Entwicklung der Samenkörperchen ist vorzugsweise durch Kölliker erforscht worden. Dieser Beobachter hat zuerst den Satz aufgestellt, dass alle Samenkörperchen endogen sich entwickeln. Kölliker fasst jedoch die Körperchen innerhalb der Samenzellen als Kerne auf und nach seiner früheren Ansicht sollten die Samenkörperchen erst endogen in den Kernen entstehen. Kölliker selbst wies später nach, dass die Kerne zu Samenkörperchen auswachsen, und durch Reichert und Leukart wurde die Auffassung der genannten Kerne als Tochterzellen begründet *).

Die Leitungswege der Zeugungsproducte zerfallen beim Weibe in die drei Abtheilungen Eileiter, Uterus und Scheide. Jede dieser Abtheilungen besteht aus einem serösen und bindegewebigen Ueberzug, aus einer Muskellage und aus einer Drüsen führenden Schleimhaut. Muskellage und Schleimhaut sind am beträchlichsten am Uterus, dem Behälter des Eies während seiner Entwicklung. Die contractilen Faserzellen sind am Körper und Grund des Uterus in den verschiedensten Richtungen angeordnet, an seinem Ausgang, dem Muttermund, bilden sie eine kreisförmige Lage (den sphincter uteri). Die schlauchförmigen Uterindrüsen stehen dicht gedrängt in der Schleimhaut und münden auf ihr mit feinen Oeffnungen. Am Eingang der Scheide, in die sich das Secret theils der in ihrer eigenen Schleimhaut befindlichen Schleimdrüsen theils der Bartholini'schen Drüsen ergiesst, befindet sich die Clitoris (der Kitzler), das Analogon des männlichen Penis und wie dieser aus einem Schwellgewebe bestehend. Der Eingang zu den Leitungswegen wird verdeckt durch die grossen und kleinen Schamlippen. Beim Manne sind die Leitungswege des Samens die beiden Samenleiter. Diese verhalten sich wie einfache Drüsenausführungsgänge, sie sind nicht getrennt von ihren Drüsen wie die Eileiter, und sie zeigen keine muskulösen und drüsenreichen Erweiterungen. Dagegen ist ihnen eine grössere Zahl accessorischer Drüsen beigegeben, nämlich die Samenblasen, die Vorsteherdrüsen, das Vorsteherdrüsenbläschen und die den Bartholini'schen Drüsen des Weibes entsprechenden Cowper'schen Drüsen. Die Samenausführungsgänge münden im hintern von der Vorsteherdrüse umgebenen Theil der Harnröhre unmittelbar vor einem Vorsprung, dem s. g. Samenhügel. Die Ueberführung des Samens in die weiblichen Geschlechtswerkzeuge wird vermittelt durch das die Harnröhre umgebende erectile Organ, die Ruthe (penis). Die Ruthe besteht aus drei Schwellkörpern (den zwei corpora cavernosa penis und dem corp. cav. urethrae), deren unterer, der Harnröhrenschwellkörper, an seinem vordern Ende die oberen, die Ruthenschwellkörper, überragt, indem er hier in eine kegelförmige Verdickung, die Eichel, ausläuft. Jeder Schwellkörper besteht aus einem von einer

---

zig 1862. Grohe, Archiv f. pathol. Anatomie, Bd. 26. Spiegelberg, Göttinger Nachrichten, 1860.

*) Kölliker, Gewebelehre, 3. Aufl.

Faserhaut umschlossenen Netzwerk sich durchkreuzender Balken aus einem festen fibrösen mit glatten Muskelfasern untermengten Gewebe. Es wird so ein Maschenwerk mit einander communicirender Hohlräume gebildet, welche von venösem Blute erfüllt sind. In den Wurzeln der Schwellkörper befinden sich rankenartig gewundene Arterien, welche plötzlich in feine Reiser sich auflösen, die in den Venensinus endigen. Von diesen Arterien aus werden die Venenräume mehr oder weniger gefüllt, je nachdem die Muskelfasern des Balkennetzes erschlaffen oder sich contrahiren. Von dieser Eigenthümlichkeit der Circulation in den Schwellkörpern sind, wie wir unten sehen werden, die Erscheinungen der Erection und Erschlaffung des Penis abhängig.

§. 242. Reifung und Lösung der Geschlechtsproducte.

Die Reifung der Geschlechtsproducte, der Eier und Samenelemente, bezeichnet die Zeit, in welcher der Organismus zur geschlechtlichen Vermehrung befähigt wird. Man bezeichnet diese Zeit als die Pubertät oder Geschlechtsreife. Die Pubertät des Knaben fällt zwischen das 15. und 18., die des Mädchens zwischen das 14. und 15. Lebensjahr. Nach einer gewissen Zeit verschwindet die Zeugungsfähigkeit wieder, beim Weib zwischen dem 45. und 50., beim Manne meistens erst zwischen dem 60. und 70. Lebensjahr.

Von der Zeit der Pubertät an wiederholt sich die Reifung und der Austritt der Zeugungsproducte regelmässig zu bestimmten Zeiten. Diese periodische Wiederkehr in der Lösung der Zeugungsproducte ist im Allgemeinen schärfer ausgesprochen bei den weiblichen Thieren; bei vielen Säugethieren und beim Menschen ist die Periodicität in Bezug auf das männliche Geschlecht gänzlich verwischt, wenn gleich auch hier Ab- und Zunahmen in der Thätigkeit der Geschlechtsdrüsen sich finden. Man bezeichnet die Reihe von Erscheinungen, von welchen die spontane Lösung der Zeugungsproducte begleitet ist, bei den Thieren als Brunst, beim menschlichen Weibe als Menstruation. Die Erscheinungen der Brunst und Menstruation sind theils innere theils äussere. Die inneren Veränderungen betreffen hauptsächlich die Keimdrüsen. Die Samenkanälchen des Hodens dehnen sich bei herannahender Brunst aus, die ihren Inhalt bildenden Zellen erweitern sich zu den Keimzellen der Samenelemente. Aehnlich schwellen die Eierstöcke an. Die zuvor noch kleinen Eier reifen allmälig, die Follikel, welche diese reifenden Eier enthalten, vergrössern sich und treten wahrscheinlich in Folge des Drucks, welche die in ihnen sich ansammelnde Flüssigkeit ausübt, an die Oberfläche des Eierstocks. Ist das Ei vollständig reif, so platzt der Follikel, und das Ei fällt in den Eileiter. Nach dem Bersten des Follikels ziehen sich dessen elastische Wände stark zusammen, und es geschieht hauptsächlich dadurch der Austritt des Eies. Immer bezeichnet der Austritt

eines oder mehrerer Eier den Höhepunkt der Brunst oder Menstruation. Sogleich nachher beginnt der Eierstock wieder abzuschwellen. Der geplatzte Follikel heilt allmälig durch eine Art Granulationsprocess und bildet im Verlauf desselben den so genannten gelben Körper. Die Wandung des Follikels schwillt an und bedeckt sich an ihrer Innenfläche mit Granulationen, die, wenn sie stark sind, als zackenförmige Erhabenheiten hervorragen. Diese Granulationen sind eine Wucherung unreifen Bindegewebes, sie bestehen aus Zellen und sind von zahlreichen Gefässen durchzogen. So oft eine Schwangerschaft nach dem Austritt des Eies erfolgt, erreichen die Granulationen unter dem Einfluss des während der Schwangerschaft stattfindenden erhöhten Blutzuflusses zu den Zeugungsorganen eine viel grössere Mächtigkeit als gewöhnlich. Dies ist besonders auffallend beim menschlichen Weibe, bei welchem man desshalb zwei verschiedene Formen gelber Körper, falsche und wahre gelbe Körper, unterschieden hat. Die letzteren sind diejenigen, bei welchen das ausgetretene Ei befruchtet wurde und zur Entstehung einer Schwangerschaft Veranlassung gegeben hat. Allmälig schrumpft der gelbe Körper wieder, und es bleibt zuletzt nur eine Narbe zurück. Die falschen gelben Körper sind schon nach 4 Wochen auf 4—5‴ geschwunden und nach mehreren Monaten kaum mehr erkennbar. Die wahren gelben Körper dauern dagegen bis über die Mitte der Schwangerschaft hinaus, sie sind selbst zur Zeit der Geburt noch 3—5‴ gross, und ihre Spuren sind noch nach Jahren zu erkennen. Die Veränderungen der Leitungswege während der Brunstzeit betreffen hauptsächlich die weiblichen Organe, und unter ihnen wieder vorzugsweise den Uterus. Die sämmtlichen Gewebsschichten des letztern verdicken sich, die Muskelschichte durch Neubildung von Muskelelementen, die Schleimhaut durch Vergrösserung der eingebetteten Schlauchdrüsen. Das Epithel der Schleimhaut wird abgestossen, indem gleichzeitig kleine Blutgefässe bersten. Es entsteht hierdurch die Brunst- und Menstrualabsonderung, die beim menschlichen Weibe besonders reichlich und blutuntermengt ist, daher sie hier als Menstrualfluss oder Menstrualblutung bezeichnet wird. Der Menstrualfluss ist die hauptsächlichste äussere Erscheinung der Menstruation. Die Menge der abgesonderten Flüssigkeit ist individuell sehr verschieden, gewöhnlich beträgt sie 100—200 Grm. Das Menstrualblut enthält alle wesentlichen Bestandtheile des normalen Blutes, namentlich auch Faserstoff, und es hat speciell die Eigenschaften des venösen Blutes, nur wird durch den beigemengten alkalischen Schleim sein Gerinnungsvermögen beträchtlich verringert. Eine Menstruation erfolgt nie ohne gleichzeitiges Reifen eines Eichens und Follikels, wohl aber kann es zuweilen geschehen, dass der Follikel nicht platzt, wo dann das Ei aufgelöst und allmälig resorbirt wird. Die Menstruation tritt in ziemlich regelmässigen, bei den einzelnen Individuen nur wenig von einander abweichenden Zwischenräumen ein. Im Mittel beträgt die

Periode der Wiederkehr 28 Tage. Diese Zahl ist eine Constante der menschlichen Art, deren Zusammentreffen mit der Dauer des Mondsmonats ein rein zufälliges ist, wie schon daraus hervorgeht, dass die Menstruationen der verschiedenen Frauen auf alle Tage im Monat vertheilt sind.

Der Eintritt der Pubertät zeigt nach Rasse und Individuum sehr beträchtliche Schwankungen, deren Ursachen nur zum Theil ermittelt sind. So verzögern Entbehrungen und körperliche Anstrengungen die Geschlechtsreife, in den Städten stellt sich dieselbe früher ein als auf dem Lande, in den höhern Ständen früher als unter den niederen Volksklassen. In den tropischen Gegenden erfolgt im Allgemeinen der Eintritt der Pubertät früher als in den arktischen Ländern, doch scheint der Einfluss des Klimas nicht so bedeutend zu sein, als man früher annahm. Nach Tilt stellt sich die Geschlechtsreife der Mädchen in der heissen Zone im 13. Jahr, in der gemässigten Zone im 14. Jahr und in der kalten Zone im 15. Jahr ein. Die Pubertät des Menschen fällt hiernach im Vergleich zu den meisten übrigen Säugethieren, bei denen sie im 1. bis 4. Lebensjahr einzutreten pflegt, auffallend spät.

Die Ansicht, dass die Menstruation das Analogon der Brunst sei, und dass nur während der Brunst oder Menstruation Eier reifen und sich lösen, wurde schon früher von mehreren englischen Gelehrten aufgestellt und dann namentlich von Bischoff vertheidigt. Man nahm früher an, dass beim Menschen und auch bei den Säugethieren die Eier erst unter der Einwirkung des Samens, also in Folge der Begattung, zur Lösung gelangten. Die Menstruation aber hielt man für eine Einrichtung, durch welche der menschliche Körper vor der Brunst sich schütze, in ihr sollte der Körper von einer schädlichen Materie sich reinigen, daher der Ausdruck „Reinigung". Der Hauptbeweis dafür, dass die Menstruation der Brunst entspricht, liegt in der Reifung und Lösung der Eier. Man hat bereits in einer grossen Anzahl von Fällen, wo Frauen während oder kurz nach der Menstruation starben, gereifte Follikel oder eben in den Eileiter ausgetretene Eier gefunden. Aber auch alle übrigen Erscheinungen der Brunst und Menstruation sind im wesentlichen übereinstimmend. Namentlich fehlt der Bluterguss bei vielen Säugethieren nicht, und eine förmliche Menstrualblutung findet nach Neubert bei den Affen der alten Welt statt. Ebenso wenig kann der häufige Eintritt der Menstruation, während die Brunst meistens nur 1- bis 2mal im Jahre erfolgt, als Gegengrund angeführt werden. Auch bei unseren Hausthieren ist, ohne Zweifel in Folge der Zähmung, der Eintritt der Brunst gehäuft und werden dadurch die Erscheinungen derselben gemildert. Der Mensch ist auch in dieser Beziehung selber ein Hausthier. — Ist die Reifung und Lösung des Eies an die Perioden der Menstruation gebunden, so liegt die Vermuthung nahe, dass auch die Conceptionsfähigkeit nur zur Zeit der Menstruation vorhanden sei. Man hat hieraus die Folgerung gezogen, dass zwischen je zwei Menstruationen eine conceptionsfreie Zwischenzeit existiren müsse. Dabei ist jedoch zu berücksichtigen, dass die Conceptionsfähigkeit jedenfalls auf die Zeit sich ausdehnen muss, die das Eichen zu seinem Durchtritt durch den Eileiter bedarf. Diese Zeit beträgt, wenn man aus den an andern Säugethieren gemachten Beobachtungen einen Schluss ziehen darf, 8, höchstens 12 Tage. Nimmt man nun hinzu, dass die Samenkörperchen innerhalb der weiblichen Geschlechtsorgane 6 bis 8 Tage

ihre Beweglichkeit behalten können, so wird die conceptionsfreie Zwischenzeit jedenfalls eine sehr beschränkte sein *).

§. 243. Begattung und Befruchtung.

Die Befruchtung besteht in der Einwirkung der männlichen auf die weiblichen Zeugungsstoffe. Die Vorgänge, welche die Begegnung der beiderlei Zeugungsstoffe ermöglichen, nennt man Begattung.

Die Befruchtung der Eier setzt, wie schon Spallanzani nachgewiesen hat, die Einwirkung der beweglichen Samenkörperchen voraus. Der Inhalt des unentwickelten Hodens bleibt wirkungslos, regungslos gewordene Samenkörperchen haben ihre Wirkung eingebüsst, ebenso hat die Samenflüssigkeit nach Abfiltrirung von den Samenkörperchen keinen befruchtenden Erfolg. Anderseits muss auch das Ei, wenn es fähig sein soll befruchtet zu werden, sowohl seine Reife erlangt als seine Integrität bewahrt haben. Nach der Lösung des Eies geht sehr schnell dessen Entwicklungsfähigkeit verloren. Die Zahl der Samenkörperchen, die zur Befruchtung eines Eies nothwendig ist, ist jedenfalls eine sehr geringe, nach Prévost und Dumas können beim Frosch 225 Samenkörperchen 61 Eier befruchten; wenn man nun erwägt, dass dabei wahrscheinlich nicht alle Samenelemente wirklich in befruchtenden Contact mit den Eiern gerathen, so ist der Schluss gerechtfertigt, dass ein einziges Samenkörperchen zur Befruchtung eines Eies genügt. Ebenso ist die Zeit, die zur befruchtenden Einwirkung erfordert wird, eine sehr kurze. Newport setzte Salpeterlösung, welche momentan die Beweglichkeit der Samenfäden aufhebt, zu vorher mit Samen vermengten Froscheiern. Es zeigte sich, dass die Befruchtung noch eintrat, wenn eine fast verschwindende Zeit für die Einwirkung der Samenfäden gelassen war, doch fand dabei selten eine vollständige Entwicklung des Embryo statt. Die wesentliche Bedingung der Befruchtung ist höchst wahrscheinlich das Eindringen der Samenkörperchen in den Eiinhalt, das in den verschiedensten Wirbelthierklassen nachgewiesen werden konnte. Dieses Eindringen geschieht durch den in das Innere des Eies führenden Kanal, die Mikropyle, und es wird wesentlich durch die Beweglichkeit der Samenelemente ermöglicht. Nachdem diese letzteren in das Ei eingedrungen sind, verlieren sie sehr schnell ihre Beweglichkeit und lösen im Dotter sich auf.

Die Grundlage der jetzigen Befruchtungslehre wurde schon durch Spallanzani's Versuche gewonnen, welche den unumstösslichen Beweis lieferten, dass die Samenkörperchen das befruchtende Element seien, und dass der Con-

---

*) Bischoff, Beweis der von der Begattung unabhängigen periodischen Reifung etc. Giessen 1844. Leukart, Art. Zeugung in Wagner's Handwörterb. Bd. 4.

tact derselben mit dem Ei zur Befruchtung unerlässlich sei. Ein Schritt weiter geschah durch die Entdeckung des Eindringens der Samenfäden in das Ei. Der Erste, der im Kaninchenei Samenfäden auffand, war Barry. Aber da seine Beobachtungen vereinzelt blieben und damals noch keine Wege durch die Dotterhaut in das Ei nachgewiesen waren, so hielt man dieselben für Täuschungen. Erst später bestätigte Bischoff beim Frosch- und Kaninchenei das Eindringen der Samenfäden in den Dotter. Gleichzeitig wurde in einer Reihe von Thierklassen durch die Bemühungen von Keber (die übrigens noch fast ganz auf Täuschungen beruhten), J. Müller, Leukart, Meissner u. A. die Mikropyle entdeckt. Der Nachweis dieses Eizugangs wurde bis auf die neueste Zeit am Säugethierei noch vermisst, denn die Angaben von Barry und Keber über das Kaninchenei waren theils unzuverlässig theils sicher unrichtig. Erst Pflüger scheint die wirkliche Mikrpoyle des Säugethiereies ermittelt zu haben (vgl. §. 241). Eine Theorie oder auch nur irgend begründete Hypothesen über die Natur der Vorgänge, durch welche die Samenelemente nach ihrem Eindringen in den Dotter in diesem den Entwicklungsprocess anregen, besitzen wir nicht. Nach Meissner's Beobachtungen an den Eiern der Ascariden zerfallen die Samenkörperchen im Innern des Dotters ganz in derselben Weise, wie sie auch ausserhalb zerfallen würden. Nimmt man hierzu die von Newport am Froschei angestellten Versuche, wornach ein verschwindend kurzer Contact der Samenkörperchen mit dem Eiinhalt erforderlich ist, so wird man zu der Ansicht geführt, dass das Samenkörperchen bei seiner allerersten Begegnung mit dem Dotter die befruchtende Kraft ausübe *).

Die Hauptbedingung der Begattung ist die Erection des männlichen Begattungsgliedes. Diese besteht in einer beträchtlichen Volum- und Härtezunahme, in Folge deren der Penis sich aufrichtet, indem er zugleich eine nach der Bauchseite schwach gebogene Form annimmt. Bei dem Act der Begattung wird aus den weiblichen und männlichen Geschlechtsorganen eine einzige Leitungsröhre gebildet, die von den Oeffnungen der Samenausspritzungskanäle an durch den in Folge der Erection erweiterten vordern Abschnitt der männlichen Harnröhre bis zu dem gleichfalls reflectorisch erweiterten Muttermund, der meist vom vordern Ende des Gliedes, der Eichel, berührt wird, sich erstreckt. Die Wurzel des Penis wird hierbei fest von der erigirten Clitoris umfasst. Vorzugsweise durch den Druck, den die beiden Erectionsorgane auf einander ausüben werden sowohl beim Manne als beim Weibe, namentlich beim ersteren, gewisse Reflexbewegungen veranlasst, welche die Ejaculation des Samens und seine Weiterleitung vermitteln. Die glatten Muskeln in den Wänden der Samenleiter und Samenblasen gerathen in peristaltische Contractionen und befördern dadurch den Samen in die Harnröhre, aus welcher er durch rhythmische Contractionen der an die Schwellkörper sich ansetzenden Muskeln (musculi ischio- und bulbocavernosi) ausgetrieben wird.

*) Leukart, Art. Zeugung. Bischoff, Bestätigung des Eindringens der Spermat. in das Ei, Giessen 1854. Meissner, Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 6. Pflüger a. a. O.

Die Schwellung der erectilen Organe der Geschlechtswerkzeuge, des Penis und der Clitoris, kommt durch eine Bluterfüllung des dieselben zusammensetzenden Maschengewebes zu Stande. Indem die Hohlräume ausgefüllt und ihre Wandungen gedehnt werden, nimmt das ganze Glied beträchtlich an Volum zu und wird steif. Da die Haut auf dem Rücken des Gliedes ziemlich straff ausgespannt ist, so muss in Folge der Volumzunahme der Penis sich aufrichten, indem er zugleich jene gegen die Bauchfläche etwas concave Form annimmt, welche der Form des Scheidenkanals entspricht. Dass die Erweiterung der Maschenräume des Penis und der Clitoris Ursache der Erection ist, beweist schon die Thatsache, dass man am Leichnam durch Injection der Maschenräume von den Gefässen aus Erection hervorbringen kann. Beim Lebenden ist die Bluterfüllung wahrscheinlich eine passive, bedingt durch den Nachlass in der Spannung theils der Gefässmuskeln theils jener glatten Muskelfasern, welche in den Balken der cavernösen Körper sich vorfinden. Eckhard hat nachgewiesen, dass die Reizung einiger Nerven, welche aus dem Hüftgeflecht in das Beckengeflecht übergehen und dann sich zu den cavernösen Körpern begeben, direct diese Blutüberfüllung und in Folge dessen die Erection zu Stande bringen kann. Die Wirkung, durch die dies geschieht, muss wahrscheinlich als eine Hemmungswirkung aufgefasst werden. Bei der Begattung geschieht die Erection ohne Zweifel durch eine Reflexhemmung, indem die Reizung der zum Rückenmark sich begebenden sensibeln Nerven des Penis reflectorisch die Erregung jener Hemmungsnerven veranlasst. Der ganze Act der Begattung setzt sich somit aus einer grossen Zahl von Reflexen, sowohl von Reflexbewegungen als wahrscheinlich von Reflexhemmungen, zusammen. Hieraus erklärt sich die Erschöpfung des Nervensystems, namentlich des Rückenmarks, welche der Act der Begattung, vorzugsweise beim Manne, zur Folge hat.

Man hat früher das Phänomen der durch die Bluterfüllung der cavernösen Körper bedingten Erection meist aus einer Action der musculi ischiocavernosi oder bulbocavernosi abgeleitet. Nach C. Krause wird durch die ersteren der Penis an die absteigenden Schambeinäste gepresst und dadurch die vena dorsalis penis comprimirt, nach Kobelt geschieht die Compression dieser Vene sowie der venae bulbosae unmittelbar durch die Zusammenziehung der musc. bulbocavernosi, deren Sehne die ganze Harnröhrenzwiebel umfasst. Diese Erklärungen werden schon durch die Thatsache widerlegt, dass die Wirkung beider Muskelpaare von unserm Willen abhängig ist, während die Erection ein unwillkürlicher Act ist; ausserdem kann man durch locales Galvanisiren der genannten Muskeln keine Erection hervorrufen. Kölliker gerieth in Folge der von ihm gemachten Entdeckung glatter Muskelfasern in den Wandungen der Maschenräume auf den Gedanken, es möchte der Act der Erection mehr eine passive Stauung sein, bedingt durch einen Nachlass des Tonus in jenen Muskelfasern. Diese Hypothese ist bis jetzt die plausibelste geblieben. Eine gewisse Stütze empfängt dieselbe durch die Eckhard'schen Versuche, obgleich auch diese noch eine mehrfache

Deutung zulassen. Man könnte nämlich den Einfluss der Erectionsnerven sowohl auf eine active Erweiterung der Blutbahn in den cavernösen Körpern als auch auf einen Vorgang in den Wandungen der Gefässe beziehen, obgleich gegen letzteres und für den Sitz der Stauungsursache in den Maschenräumen der cavernösen Körper die Thatsache spricht, dass Unterbindung der Venen nach Eckhard keine Erection zur Folge hat, während aus den angeschnittenen cavernösen Körpern bei Reizung der Erectionsnerven plötzlich ein Blutstrom hervorquillt. Nach der Analogie so zahlreicherer anderer Hemmungswirkungen liegt es daher am nächsten auch hier an eine solche zu denken *).

II. Die Entwickelung.

§. 244. Erste Veränderungen des befruchteten Eies.

Eine der ersten Veränderungen, welche das Ei nach der Befruchtung erfährt, pflegt das Verschwinden des Keimbläschens zu sein. Doch ist dies, wie es scheint, ein mehr zufälliges als für die Entwicklung wesentliches Ereigniss, da einerseits das Keimbläschen nach einiger Zeit auch dann verschwindet, wenn keine Befruchtung eingetreten ist, und da es anderseits bei gewissen Thieren noch sichtbar bleibt, nachdem die ersten Entwicklungsveränderungen schon eingetreten sind. Gewöhnlich beginnt kurz nach dem Verschwinden des Keimbläschens der Furchungsprocess des Eies, ein endogener Zellenbildungsprocess, welcher als unmittelbare Folge der Befruchtung zu betrachten ist, und welcher, wie früher (§. 70) bemerkt, beim Säugethierei in der Form der totalen Furchung, d. h. an der ganzen Masse des Dotters, vor sich geht. Es entsteht zunächt an Stelle des Keimbläschens ein Kern, der sich theilt, und von dem jede Hälfte eine Hälfte des Dotters um sich sammelt. Der Furchungsprocess schreitet regelmässig nach dem Princip der Zweitheilung vorwärts, der Dotter theilt sich nämlich in zwei Furchungskugeln, jede dieser wieder in zwei, u. s. f. (Fig. 129 A und B die zwei ersten Stadien der Furchung.) Die Furchungskugeln sind Bruchstücke

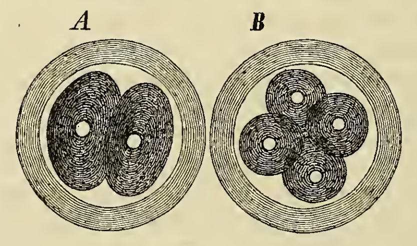


Fig. 129.

*) Kobelt, die Wollustorgane, Freiburg 1844. Kölliker, Verhandlungen der Würzburger Gesellschaft, 1851. Eckhard, Beiträge zur Anatomie u. Physiologie, Bd. 3.

des Dotters, sie bestehen wie dieser aus einer körnigen Masse, und jede besitzt einen lichten Kern, aber keine Membran. Erst nachdem der Dotter schon in eine beträchtliche Anzahl von Furchungskugeln zerfallen ist, beginnt an der Peripherie des Eies der Theilungsprocess rascher vor sich zu gehen als im Centrum. Nach einiger Zeit ist daher das ganze Ei in einen Zellenhaufen verwandelt, der aus einer Rindenschicht kleinerer und aus einer centralen Masse grösserer Zellen besteht. Zugleich beginnt das Ei als ganzes rascher zu wachsen. Es entsteht daher ein Hohlraum im Innern desselben: die bisher solide Kugel wird zu einer Blase (Fig 130), die aus einer Schichte polygonaler Zellen, der letzten Umwandlungsproducte der peripherischen Furchungskugeln, besteht, und an deren Innenfläche an einer beschränkten Stelle sich eine Anhäufung von grösseren, dem ursprünglichen Zustand der Furchungskugeln näher gebliebenen Zellen (f) befindet. Man nennt diese Blase die Keimblase, die Zellenanhäufung an einer Stelle ihrer Peripherie den Fruchthof. Aussen ist die Keimblase noch immer von der ursprünglichen Dotterhaut, der Zona pellucida (z), überzogen. Auf dieser entstehen, während die Keimblase sich bildet, kleine zottige Hervorragungen; übrigens bleiben die Zotten wie die ganze Haut structur- und gefässlos. Diese umgewandelte Zona wird als äussere Eihaut oder auch als primitive Zottenhaut (Chorion primitivum) bezeichnet (ch Fig. 131). Von dem Fruchthof aus beginnt nun eine Scheidung der Keimblase, die allmälig die ganze Keimblase trifft, und wodurch diese sich in zwei in einander geschachtelte Bläschen verwandelt. Man bezeichnet diese zwei Bläschen als die beiden Blätter der Keimblase und nennt das äussere Bläschen das animale, das innere Bläschen das vegetative Blatt (a und v, Fig. 131). Das zweite dieser Blätter spaltet sich in der Gegend des Fruchthofs noch einmal, so dass die Keimblase nun an dieser Stelle drei Schichten besitzt. Man nennt dieses anfänglich auf die Stelle des Fruchthofs beschränkte Blatt, welches zwischen den beiden andern in der Mitte liegt, das Gefässblatt (g).

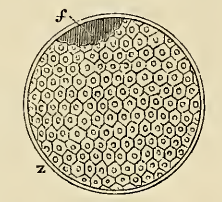


Fig. 130.

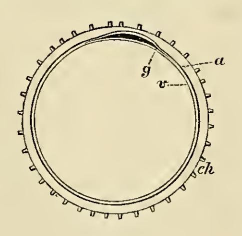


Fig. 131.

Obige Darstellung der ersten Entwicklungsstufen des Eies ist vorzugsweise den Beobachtungen am Kaninchen- und Hundeei entnommen, mit denen die Entwicklung des menschlichen Eies am meisten übereinzustimmen scheint. Die Entwicklung der übrigen Säugethiereier unterscheidet sich hiervon theils in Bezug auf das Vorkommen des primitiven Chorion, das z. B. dem Reh- und Meerschweinchenei fehlt, theils in Bezug auf das relative Wachsthum der beiden Hauptblätter der Keimblase; so wächst z. B. am Rehei das äussere Blatt sehr in die Länge, während das innere Blatt ein kleines rundes Bläschen bleibt; zugleich haben aber

in diesem Fall, wie die spätere Entwicklung zeigt, die Blätter ein umgekehrtes Lageverhältniss, indem das äussere als vegetatives, das innere als animales Blatt functionirt. Der Ausdruck Blätter für die Schichten der Keimblase rührt von den Eiern mit partieller Dotterfurchung her, bei welchen die ganze Schichtenbildung nur an der Stelle des Bildungsdotters vor sich geht, und wo daher die Schichten als kreisförmige Blätter über einander liegen. Was das Wachsthum des Eies betrifft, so beginnt beim Kaninchenei die Bildung des Fruchthofes schon bei einer Grösse von $^3/_4'''$, die Scheidung der Keimblätter bei einer Grösse von 3'''. Menschliche Eier aus dem allerfrühesten Stadium der Entwicklung sind noch nicht beobachtet. Dagegen hat Thomson zwei Eier, beide wahrscheinlich aus der zweiten Woche der Schwangerschaft, beschrieben, das eine von 3''', das andere von 6'''. An beiden Eiern fand sich innerhalb des mit Zöttchen besetzten primitiven Chorions die Keimblase, von der sich aber der Embryo schon abzuschnüren angefangen hatte.

Von Pander wurde zuerst die Keimblase in drei Blätter unterschieden, von denen er das obere als seröses, das untere als mucöses und das mittlere als vasculöses Blatt bezeichnete. Aus dem ersteren sollten sich nach ihm das Nervensystem, die Knochen und Muskeln, aus dem zweiten die Darmwände mit ihren Drüsen, aus dem dritten die Gefässe entwickeln. v. Bär und Bischoff schlossen sich im wesentlichen der Ansicht Pander's an, jener nannte zugleich, um die embryologische Function der einzelnen Keimblätter näher zu bezeichnen, das obere das animale, das untere das vegetative und das mittlere das Gefässblatt. Wir behalten diese Bezeichnungen bei, obgleich namentlich durch die Forschungen von Remak der Nachweis geliefert ist, dass jene Herleitung der Embryonalgewebe aus den drei Keimblättern, wie sie Pander, von Bär und Bischoff gegeben haben, nicht vollkommen richtig ist. Nach Remak bildet sich aus dem oberen Blatt, das er sensorielles Blatt, nennt, das centrale Nervensystem (Rückenmark und Gehirn) nebst den Sinnesorganen (Auge, Labyrinth, Nasen- und Mundhöhle und die Oberhaut des Körpers mit den Haaren, den Talg- und Schweissdrüsen). Das mittlere Keimblatt, das motorisch-germinative Blatt, liefert das Scelet, die Muskeln und ihre Nerven, die muskulösen Darmwände, die Geschlechtsdrüsen und Lymphdrüsen, sowie das sympathische Nervensystem. Das untere oder trophische Blatt liefert den Epithelüberzug und die Drüsen des Nahrungskanals, sowie noch die Anhangsdrüsen des letztern (Leber, Pankreas, Lungen, Nieren, Schilddrüse und Thymus).

Indem wir uns zur Betrachtung der Weiterentwicklung des Eies wenden, unterscheiden wir 1) die Entwicklung des Embryo und 2) die Bildung der Eihüllen. Da die Entwicklungsgeschichte den Gegenstand einer eigenen ausgedehnten Wissenschaft bildet, so müssen mir uns hier mit einer kurzen Skizze begnügen *).

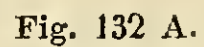
---

*) Für das eingehendere Studium verweisen wir namentlich auf folgende Werke: von Bär, Entwicklungsgeschichte der Thiere, Königsberg 1825—37. Bischoff, Entwicklungsgeschichte der Säugethiere und des Menschen, Leipzig 1842. Reichert, das Entwicklungsleben im Wirbelthierreich, Berlin 1840. Remak, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere, Berlin 1855. Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere.

§. 245. Entwicklung des Embryo.

Die Entwicklung des Embryo beginnt mit Veränderungen des Fruchthofs. Dieser, der anfänglich eine gleichförmige Verdickung der Keimblase darstellt (Fig. 130 f), erhellt sich in seiner Mitte und scheidet sich so in einen inneren hellen Kreis, den hellen Fruchthof (d), und in einen äusseren dunkeln Ring, den dunkeln Fruchthof (e, Fig. 132). In der Mitte des hellen Fruchthofs entsteht ein schmaler dunklerer Streif, der Primitivstreif (f), und zu beiden desselben erheben sich Längswülste, die Rückenwülste (Fig. 132 B). Zugleich hat der helle




Fig. 132 A.

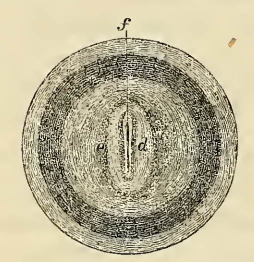


Fig. 132 B.

Fruchthof seine Form verändert: er ist anfangs oval, später biscuitförmig geworden, der dunkle Fruchthof ist ebenfalls in ein längliches Oval übergegangen. Der Primitivstreif und die Rückenwülste sind Verdickungen des äusseren und mittleren Keimblatts und bilden die Uranlagen des Centralnervensystems und seiner Umhüllungen. Durch die Erhebung der Rückenwülste entsteht zunächst eine Rinne über dem Primitivstreif, und diese Rinne wird dann durch Entgegenwachsen der innern Ränder beider Wülste zu einem Rohr, dem Medullarrohr, geschlossen. In der untern Wand dieses Rohres liegt die Wirbelsaite (Chorda dorsalis). Die innere, dem äussern Keimblatt angehörige Lage des Medullarrohrs ist die Uranlage der Nervenmasse der Centralorgane, aus der äussern dem mittleren Keimblatt angehörigen Lage bilden sich die knöchernen Umhüllungen und die anliegenden Muskeln. Die Wirbelsaite bildet die Axe für die sich später bildenden Wirbelkörper. Die Rückenwülste setzen sich nach aussen hin in mässigere Verdickungen, die Seitenplatten oder Visceralplatten, fort. Indem diese Seitenplatten sich nach der Seite ausbuchten, bilden sie eine gegen die Höhle der Keimblase offene Rinne, die primäre Leibeshöhle. Später spalten sich die Seitenplatten, an deren Bildung sich alle drei Blätter der Keimblase betheiligen, im mittleren Blatt in zwei, mehr und mehr von einander weichende Schichten, deren äussere zur Leibeswand, deren innere zur Darmwand wird, und die nun die definitive Leibeshöhle zwischen sich haben. Der von der innern Schichte (dem s. g. visceralen Blatt) der Seitenplatten umschlossene Darm ist anfänglich eine gegen

die Keimblase offene Rinne: diese schliesst sich allmälig gegen die Keimblase ab und communicirt mit der letzteren, die man jetzt Nabelblase nennt, zuletzt nur noch am Nabel. (S. Fig. 133 u. 134). Am Kopftheil des Embryo werden die Seitenplatten durch einige quere Spalten in hinter einander gelegene Wülste getrennt, die Visceralbogen (früher auch Kiemenbogen genannt, Fig. 134 A, v). Im Innern des Embryonalkörpers hat sich während dessen, aus einer Zellenwucherung des mittleren Keimhautblattes hervorgehend, der Anfang des Gefässsystems, der einfache Herzschlauch, gebildet; durch das erste embryonale Gefässsystem, das Nabelgefässsystem, setzt sich dieser mit der Keimblase oder Nabelblase in Verbindung. Nach unten vom Herzen, zu beiden Seiten der Wirbelsäule sich erstreckend, erscheinen die beiden Wolff'schen Körper, die Voranlagen des Harngeschlechtsapparats. Nachdem so die erste Anlage für die verschiedenen Systeme gegeben ist, geschieht die Weiterentwicklung nach folgenden Hauptzügen. Die äussere Körperform bildet sich aus, indem die vordere Leibeswand mehr und mehr sich schliesst, während die definitive Form der Mund- und Nasenhöhle unter Schliessung der Visceralspalten sich ausbildet, und indem die schon früher in der 4. Woche entstandenen Gliederwülste langsam zu den vier Extremitäten auswachsen. Das Nervensystem sondert sich durch Hervorstülpung am vordern Ende des Rückenmarks in die drei Hirnblasen (Vorderhirn, Mittelhirn und Nachhirn) und in das Rückenmark. Theils durch Ausstülpungen aus dem Gehirn theils durch Einstülpungen von der äusseren Haut aus entstehen die Sinnesorgane. Das anfangs gerade verlaufende Darmrohr erfährt Knickungen und Windungen und sondert sich in seine einzelnen Abtheilungen; als Ausstülpungen und Wucherungen des Nahrungsschlauchs bilden sich die Verdauungs- und Blutdrüsen sowie der Athmungsapparat. Das Nabelgefässsystem schwindet allmälig, indem eine neue Blutbahn, die Placentarblutbahn, sich ausbildet, welche das Gefässsystem des Fötus mit demjenigen der Mutter in Verbindung bringt. Diese Blutbahn entsteht aus der vorigen, in dem allmälig die Hauptgefässe der Nabelblutbahn verkümmern und dafür Nebengefässe sich zu Hauptgefässen entwickeln. Die Gefässe des Fötus werden nun in dem Nabelstrang, dessen Entstehung auf der im folgenden § zu beschreibenden Bildung der Allantois beruht, nach der gleichfalls noch näher zu schildernden Placenta geführt, wo sie mit dem Blut des mütterlichen Körpers in Berührung kommen, und kehren dann theils nach vorherigem Lauf durch die Leber theils direct zum Herzen des Fötus zurück, um von diesem aus in sämmtliche Körperorgane, unter andern auch in die Lungen, die in dieser Zeit rücksichtlich ihrer Bedeutung für das Gefässsystem sich noch nicht von den übrigen Organen unterscheiden, getrieben zu werden. Der einfache Herzschlauch hat sich bei dieser Ausbildung der Placentarblutbahn zunächst in eine Vorkammer und Kammer geschieden, und die letztere hat sich dann durch eine her-

einwachsende Scheidewand in die rechte und linke Kammer getrennt; nur unvollständig getrennt bleiben dagegen während des Fötallebens die beiden Vorhöfe: doch wird trotz der zwischen ihnen bestehenden ovalen Lücke vermöge der Lage der beiden Hauptvenen der Strom des in der oberen Hohlvene aus den Organen des Fötus zurückkehrenden Blutes vorzüglich in den rechten Vorhof, der Strom des in der untern Hohlvene aus der Placenta und der Leber zurückkehrenden Blutes vorzüglich in den linken Vorhof gelenkt. Umgekehrt wird das aus der rechten Kammer in die Lungenarterie getriebene Blut in Folge der Verbindung dieser Arterie durch den arteriösen Gang mit der absteigenden Aorta in diese und dann durch die aus ihr entspringenden Nabelarterien in die Placenta getrieben, während das aus der aufsteigenden Aorta kommende Blut den grössten Theil der Organe des Fötus versorgt. Wir haben unten in Fig. 133 u. 134 die Umwandlung des Dotterkreislaufs in den Placentarkreislauf etwas näher dargestellt. Der definitive Geschlechts- und Harnapparat entsteht zur Seite der früher erwähnten provisorischen Organe, der Wolff'schen Körper, als Anlage der Keimdrüsen und der Nieren, später erst bilden sich die Ausführungsgänge des Geschlechtsapparates (aus den Wolff'schen und Müller'schen Gängen), sowie die Harnblase mit den Harnleitern (letztere beide aus der Allantois, s. §. 246) und der äussere Geschlechtsapparat. Der äussere Geschlechtsunterschied bildet im 3. Monat sich aus, erst im 8.—9. Monat rücken die Keimdrüsen nach abwärts und treten die Hoden durch den Leistenkanal in den Hodensack.

Es folgen jetzt einige speciellere Bemerkungen über die Entwicklung der einzelnen Systeme, zunächst des Nervensystems. Die drei Hirnblasen wachsen in ungleichem Grad. Das Mittelhirn ist anfangs am grössten und erhebt sich zugleich über die beiden andern, von denen das Vorderhirn nach vorn, das Hinterhirn nach hinten in einem Winkel abfällt. Später wächst die Vorderhirnblase weit beträchtlicher überwölbt die beiden andern und zerfällt durch eine Querfurche in eine vordere, wieder der Länge nach zerfallende Abtheilung, die Hemisphären, und in eine hintere Abtheilung, die Sehhügel. Das Mittelhirn wird zu den beiden Vierhügeln (mit einem Theil der Hirnschenkel), und das Hinterhirn trennt sich durch einen Knick noch einmal in eine vordere Abtheilung, das Kleinhirn, und in eine hintere Abtheilung, das verlängerte Mark. — Zu beiden Seiten der Chorda dorsalis treten kleine viereckige Plättchen auf. Diese wachsen ringförmig um die Chorda herum, sie werden nach ihrer Vereinigung zu den Wirbelkörpern; aus der Masse der Rückenwülste selbst gehen die Wirbelbogen und Fortsätze hervor; diese sämmtlichen Theile sind anfangs knorpelig und ossificiren erst später. Der vorderste Theil der Chorda wird von einem knorpeligen Blastem umwachsen, welches in drei Theile zerfällt und so die Anlage der drei so genannten Schädelwirbel oder den Primordialschädel darstellt. Diese drei Theile entsprechen nach einander 1) dem Körper des Hinterhauptbeins, 2) dem hintern Keilbeinkörper und 3) dem vordern Keilbeinkörper. Alle übrigen Schädelknochen sind nicht knorpelig präformirt sondern entstehen aus der häutigen Umhüllung der Hirnblasen.

Mit der Bildung des centralen Nervensystems hängt unmittelbar die Entwick-

lung der Sinnesorgane zusammen. Aus dem Zwischenhirn kommt jederseits eine Ansstülpung hervor, die primäre Augenblase; nachdem diese die äussere Haut erreicht hat, bildet sich in der letzteren eine Einstülpung, die in die Augenblase hineinwächst und später sich abschnürt, die Anlage der Linse. Durch diese Einstülpung wird zugleich die vordere Wand der Augenblase selbst eingestülpt bis zum Verschwinden der Höhlung. Es entsteht so die secundäre Augenblase, welche die Form eines Bechers hat, dessen äusserer Ueberzug die Chorioidea ist, während die innere eingestülpte Schichte zur Retina wird. Durch beide Schichten geht anfangs eine Spalte, welche sich auf den Augenstiel fortsetzt: in diese Spalte wächst zunächst die Cutis herein, ebenso kommt durch sie die Centralarterie in den Sehnerven. Sclera und Cornea entstehen aus dem Cutisüberzug. Die Linsenkapsel ist anfangs umschlossen von einem gefässreichen Sack, der mit dem gleichfalls gefässhaltigen Glaskörper zusammenhängt; ein Rest dieser Haut ist die das Sehloch noch lange überziehende membrana pupillaris. Noch mehr als an der Bildung des Auges betheiligen sich an derjenigen des Gehörorgans die äussern Bedeckungen. Zu beiden Seiten des Nachhirns tritt in der 3. Woche ein Bläschen auf, die Labyrinthblase. Sie ist durch Einstülpung der epidermoidalen Schichte der äussern Haut (ähnlich wie die Linse) entstanden. Dieses Bläschen ist die Grundlage des ganzen häutigen Labyrinths, während die knorpeligen und später verknöchernden Umhüllungen desselben aus dem umgebenden Blastem hervorgehen; aus dem nämlichen bildet sich auch der Hörnerv, der keine Ausstülpung des Nachhirns ist, sondern erst später mit demselben in Zusammenhang tritt. Die äussere Ohröffnung ist der Rest der zwischen erstem und zweiten Visceralbogen bleibenden ersten Visceralspalte. Eine in dieselbe hineinwuchernde Scheidewand wird zum Trommelfell. Die Gehörknöchelchen entstehen durch Wucherung aus dem Blastem des 1. und 2. Visceralbogens, auf einer ähnlichen Blastemwucherung beruht die Bildung der Ohrmuschel. Die erste Anlage des Geruchsorgans bilden zwei Einstülpungen, die primären Riechgruben; sie stehen durch Rinnen, die Nasenfurchen, mit der Mundspalte in Verbindung, später schliessen sich diese Rinnen nach vorn und werden zu den Nasengängen, die, wenn die definitive Mundhöhle sich entwickelt hat, den Nasenrachengang und die untere Partie der Nasenhöhle bilden, während die obere Partie (das Nasenlabyrinth) aus den Riechgruben entsteht. Die sämmtlichen peripherischen Nerven, ausser dem Seh- und Geruchsnerven, entstehen nicht durch Ausstülpung aus dem Centralorgan sondern wie die übrigen Gewebe an der Stelle ihres Verlaufs durch Differenzirung des embryonalen Blastems. Die Riechkolben wachsen als zwei Ausstülpungen aus der Vorderhirnblase hervor.

Die Entwicklung des Nahrungschlauchs beginnt mit der Bildung des primitiven Darmrohrs. Dieses, hervorgehend aus der Abschnürung des inneren Blatts der Keimblase, steht mit der letzteren noch durch den Nabelblasengang in Verbindung. Der vor diesem gelegene Abschnitt, der Munddarm, sondert sich in Mundhöhle, Speiseröhre und Magen, der hinter ihm gelegene Abschnitt, der Afterdarm, sondert sich in den Dünn- und Dickdarm. Indem das Darmrohr rascher wächst als der Rumpf, bilden sich zahlreiche Knickungen, die Windungen des Darmrohrs. Durch Ausstülpungen und Wucherungen einzelner Theile des Darms entstehen die Drüsen (Speicheldrüsen, Schilddrüse, Thymus, Leber, Milz) und der Athmungsapparat. Die Trennung der primären Mundhöhle in die definitive Mundhöhle und die Nasenrachenhöhle geschieht durch eine Wucherung, die von der Basis des ersten Visceralbogens (dem s. g. Oberkieferlappen) aus-

geht. Diese Wucherung bildet den harten Gaumen, die Nasescheidewand und den Zwischenkiefer.

Die Entwicklung des Gefässsystems beginnt mit dem Herzen. Dieses ist anfänglich eine solide Zellenmasse. Die innern Zellen werden bald durch Intercellularflüssigkeit getrennt und gehen so in Blutkörperchen über, die äusseren Zellen werden zu den Herzwandungen. Es folgt dann die Ausbildung des Dotterkreislaufs (Fig. 133). Zunächst bleibt der Herzschlauch (d) einfach, die spätere Trennung der Herzabtheilungen wird nur durch die Windungen desselben angedeutet; aus dem vordern Ende des Herzens geht ein Arterienstamm hervor, der sich rückwärts wendet und in zwei Schenkel, das erste Aortenbogenpaar, theilt. Diese vereinigen sich wieder zu einer einfachen Aorta, welche in die vordern Theile des Embryo Gefässe abgibt und dann weiter unten in zwei längs der Wirbelsäule verlaufende Aeste, die beiden hintern Wirbelarterien, sich spaltet. Später erheben sich hinter dem ersten successiv noch drei weitere Aortenbogenpaare (f) die in den Visceralbögen verlaufen und sich sämmtlich in den Stamm der absteigenden Aorta vereinigen (g). Aus der Aorta und ihren Aesten gehen dann kleinere Zweige (h) zu der Keimblase oder Nabelblase a (arteriae omphalo-mesaraicae) hervor, die sich auf dieser zu einem Gefässnetz ausbreiten. Aus der Nabelblase führen zwei venae omphalo-mesaraicae (c), die sich zu einem kurzen Stamm vereinigen, in das hintere Ende des Herzens zurück. In diesen Stamm münden zugleich, jederseits mit einem gemeinsamen Kanal, den ductus Cuvieri, die Venen, die das Blut aus dem Embryonalkörper zurückführen, die vordere und hintere Cardinalvene, sowie die untere Hohlvene. Die Einleitung der Placentarblutbahn (Fig. 134 A und B) geschieht durch folgende Veränderungen. Die Nabelarterien

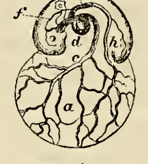


Fig. 133.

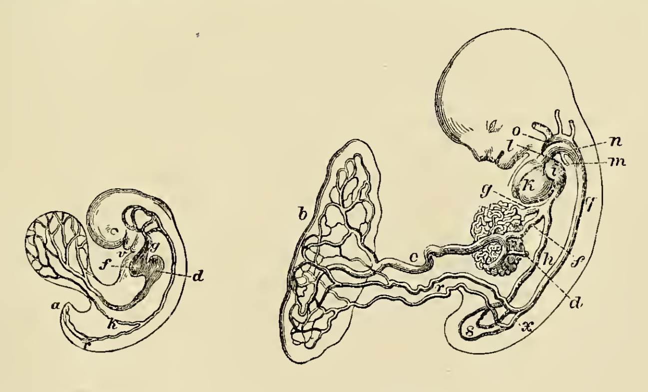


Fig. 134 A. Fig. 134 B.

verschwinden bis auf eine jederseits (A, k), und auch diese obliterirt später beim Verschwinden der Nabelblase, während sich einer ihrer Zweige zur art. mesaraica entwickelt. Die Wirbelarterien, werden, indem der Stamm der absteigenden Aorta (B, q) sich verlängert, zu den art. iliacae. Die aus dem Embryonalkörper hervorwachsende Allantois (A, a) wird die Trägerin der zwei hauptsächlichsten Gefässe, die aus der Spaltung der Aorta hervorgehen, der art. umbilicales (r), welche das Blut des Fötus zu der sich ausbildenden Placenta (B, b) führen. Das in der Placenta arterieller gewordene Blut kehrt in der Nabelvene (c) zurück zum Fötus und ver-

theilt sich nun in zwei Bahnen: ein Theil geht in die Leber e und dann erst durch die venae hepaticae g in die vena cava inferior h, ein anderer Theil geht durch den ductus Arantii f unmittelbar in letztere Vene und vermischt sich hier mit dem aus den untern Körpertheilen des Embryo zurückkehrenden Venenblut, das aus den Endzweigen s der Aorta hervorkömmt. Unterdessen sind auch am Herzen und den aus ihm entspringenden Gefässen grosse Veränderungen vor sich gegangen. Schon während des Bestehens der Dotterblutbahn hat sich der einfache Herzschlauch in drei hinter einander liegende Abtheilungen, Vorkammer (A, d) Kammer (f) und truncus arteriosus (g) gesondert, der Herzschlauch krümmt sich immer mehr S-förmig, so dass die anfänglich nach oben liegende Kammer nach unten und vorn, die Vorkammer nach oben und hinten zu liegen kommt. Mit der Ausbildung des Placentarkreislaufs wächst nun von der untern Wand der Kammer eine Scheidewand in die Kammerhöhle herein, wodurch dieselbe in die rechte und linke Kammer getrennt wird. Die Trennung der Vorkammern geschieht dagegen nicht vollständig, sondern es bleibt ein eirundes Loch (foramen ovale). Die centralen Enden der hinteren Cardinalvenen schwinden, während die untere Hohlvene sich stärker entwickelt und die mit ihr anastomosirenden peripherischen Theile der Cardinalvenen zu den venae iliacae werden.. Das centrale Ende der vordern Cardinalvenen und der linke Cuviersche Gang obliteriren gleichfalls, während der rechte Cuvier'sche Gang zur oberen Hohlvene wird. Cava superior und inferior münden zuerst noch nahe am Herzen in einen gemeinsamen Venenstamm. Sie trennen sich erst während der Lageänderungen des Herzens und münden nun zunächst einander gegenüber in die Vorkammer ein. Später rückt die Cava superior nach rechts, die Cava inferior behält ihren Platz in der Mitte, der aus ihr kommende Blutstrom wird aber durch die Eustachische Klappe und das tuberculum Loweri nach links abgelenkt, so dass die obere Hohlvene in die rechte, die untere in die linke Vorkammer ihr Blut sendet. Auch der grösste Theil der Aortenbogenpaare obliterirt, während einzelne Aeste derselben erhalten bleiben und zu grossen Gefässen werden: so bildet der erste Bogen Anonyma, Carotis und Subclavia, der zweite wird links zum bleibenden arcus Aortae, während er rechts verschwindet, der dritte sendet jederseits einen Zweig in die Lunge, während der übrige Verlauf rechts obliterirt, links zum ductus arteriosus Botalli wird, der das rechte Herz mit der Aorta verbindet. Der ganze Placentarkreislauf gestaltet sich folgendermassen (Fig. 134 B): aus der Placenta b strömt das Blut durch die Nabelvene c zur Leber des Fötus, wo es sich mit dem Blut der Pfortader d vermischt; ein kleinerer Theil des Blutes der Nabelvene fliesst durch den ductus venosus Arantii f in die untere Hohlader; das aus der Leber sich sammelnde Blut gelangt ebenfalls durch die Lebervenen g in die untere Hohlader h. Diese bringt das Blut in die beiden Vorkammern i, und zwar um so mehr in die linke, je jünger, um so mehr in die rechte, je älter der Fötus ist. Im rechten Vorhof mischt sich das Blut der untern mit demjenigen der oberen Hohlader, im linken Vorhof mischt es sich mit dem Blut der Lungenvenen. Aus den Vorkammern strömt das Blut in die Kammern k, aus der linken Kammer wird es dann in die Aorta adcendens o (die bleibende Aorta), aus der rechten Kammer in die Aorta descendens l, die künftige Lungenarterie) getrieben. Die Aorta adscendens versorgt die oberen Körpertheile, die descendens die Lungen (m der abgeschnittene linke Lungenast) und mittelst des arteriösen Gangs n die untern Körpertheile. Nach der Geburt obliterirt der ductus Botalli, ebenso der ductus Arantii, und das eiförmige Loch schliesst sich: damit ist der definitive Kreislauf eingeleitet.

Die primitiven Organe des Harngeschlechtsapparates, die Wolff'schen Körper, bestehen aus einer Menge querer Blinddärmchen; ihre Ausführungsgänge münden in das untere Ende der Allantois. Während die bleibenden Nieren (nach Remak durch Ausstülpung des Darmrohrs, nach Andern aus einem eigenen Blastem) mit den Harnleitern gebildet werden, entsteht am innern Rand des Wolff'schen Körpers die künftige Keimdrüse und neben dem Wolff'schen Ausführungsgang ein dünner fadenförmiger Kanal, der Müller'sche Gang. Kurz nachher erhebt sich dicht vor der zu dieser Zeit noch bestehenden Kloaköffnung ein kleines Wärzchen, das bald zu einem cylindrischen Anhang auswächst (Penis und Clitoris) und an seiner hintern Fläche eine Längsrinne bekommt (die Harnröhre). Zu den Seiten dieses Körpers entsteht ein Paar wulstförmger Falten. Bis dahin sind männliche und weibliche Individuen nicht zu unterscheiden. In den weiblichen Individuen wird nun die Keimdrüse zum Eierstock, während sich der Müller'sche Gang in den Leitungsapparat verwandelt. Die beiden Müller'schen Gänge verschmelzen in der Mittellinie und bilden dadurch einen unpaaren Genitalkanal, der sich durch Quergliederung und Erweiterung in Uterus und Scheide ausbildet. Die äussere Geschlechtsöffnung erweitert sich, während die Clitoris sich relativ verkürzt und endlich in der Schamspalte vollkommen versteckt; die im Anfang vorhandenen Seitenwulste werden zu den grossen Schamlippen. Die männlichen Geschlechtsorgane unterscheiden sich in ihrer Entwicklung dadurch, dass sich hier die Wolff'schen Gänge in die späteren Leitungsapparate verwandeln. Von den Müller'schen Gängen bleibt nur der unterste unpaare Abschnitt als Vorsteherdrüsenbläschen (utriculus masculinus) zurück. Das obere Ende der Wolff'schen Körper geht in die vasa efferentia und den Nebenhoden über. Die Seitenwülste an der äussern Geschlechtsöffnung bleiben nicht offen sondern verwachsen in der Mittellinie und werden zum Hodensack. Die Samenblasen entstehen erst später durch Ausstülpung aus den Samenleitern. Ebenso bilden sich bei beiden Geschlechtern erst später die Anhangsdrüsen aus, die Prostata (der beim Weib die Schleimfollikel in der Umgebung der Harnröhrenmündung entsprechen), die Bartholini'schen und die Cowper'schen Drüsen.

§. 246. Bildung der Eihüllen.

Die ursprüngliche Hülle des Säugethiereis ist die Zona pellucida. Zu ihr tritt auf ihrer Innenseite nach Abschluss des Furchungsprocesses die Keimblase. Die weitere Bildung der Eihüllen geht, gleich der Entwicklung des Embryo, vorzüglich von der Keimblase aus. In dem Maasse als der Embryo wächst, tritt er über die Keimblase hervor. Zugleich trennen sich die beiden Hauptblätter der Keimblase, das äussere und das innere, mehr als bisher von einander, indem der durch das innere Blatt gebildete Sack, die Nabelblase, mehr und mehr sich verkleinert, da er vom Embryo aufgebraucht, vorzüglich zur Bildung des Darms verwendet wird. Der durch das äussere Blatt gebildete Sack hingegen wächst weiter und entfernt sich daher von der Nabelblase. Am Kopf- und Schwanzende des Embryo entstehen in Folge dieses Wachsthums die Kopf- und die Schwanzkappe (k und s Fig. 135, A und B), Duplica-

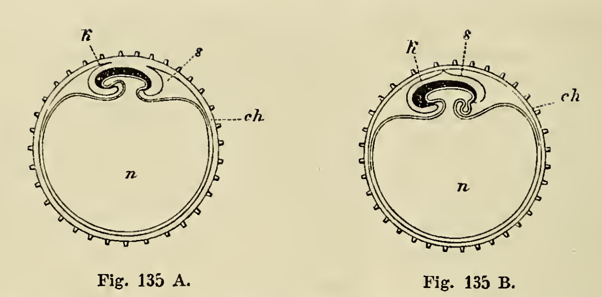


Fig. 135 A. Fig. 135 B.

turen, die über den Embryonalkörper herüberwachsen und, indem sie schliesslich in der Mitte verschmelzen, das äussere Blatt der Keimblase in zwei Blätter getrennt haben, deren inneres, den Embryo zunächst umgebendes (k Fig. 136) das Amnion bildet, während das äussere (l) sich an die mit den primitiven Zöttchen versehene Zona pellucida (das so genannte primitive Chorion) anlegt, um mit ihr das definitive Chorion (p) zu bilden. An diesem gehen die primitiven Zotten verloren, mit Ausnahme einer Stelle, der Stelle der Festheftung des Eies am Uterus (o), wo die Zotten im Gegentheil unter wesentlicher Mitbetheiligung der sogleich zu beschreibenden Allantois wuchern und den fötalen Theil der Placenta bilden. Das Amnion (k) wächst sehr rasch, so dass der anfänglich vorhandene Zwischenraum zwischen Chorion und Amnion später ganz verschwindet, indem beide Membranen dicht an einander anliegen. In der Höhle des Amnion sammelt sich eine klare Flüssigkeit an, das Schafwasser oder Fruchtwasser. Schon während die Trennung der beiden Blätter der Keimblase von einander erfolgte, ist im untern Theil der Leibeshöhle des Embryonalkörpers, vielleicht durch Ausstülpung aus dem Darmrohr, vielleicht auch durch selbständige Wucherung, eine Blase entstanden, die neben dem untern Ende der Nabelblase in den Raum zwischen dieser und dem Chorion hervorwächst, die Allantois (m). Sie ist die Trägerin der Nabelgefässe (der zwei Nabelarterien und der Nabelvene). Die Allantois legt sich an die am Uterus festgeheftete Stelle des Chorion an, ihre Gefässe wuchern in die zuvor gefässlosen Zotten des letztern hinein, und sie nimmt so wesentlich Theil an der Bildung der fötalen Placenta. Die Allantois verliert sehr schnell ihre Beschaffenheit als Blase, indem bald nur ihre Bindegewebsschichte mit den Gefässen wuchert, um das Stroma des Nabelstrangs und der Placenta zu bilden, während das Epithel nicht mehr weiter wächst. Der im Embryo bleibende Theil der Allantois gestaltet sich in Harnblase und Ura-

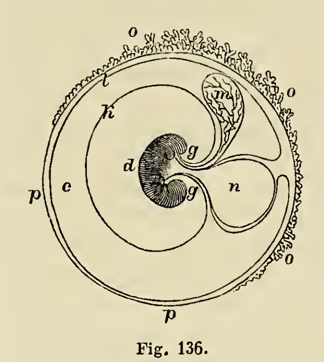


Fig. 136.

chus um. Die (in Fig. 135 noch das ganze Ei erfüllende) Nabelblase (n) schwindet während dessen immer mehr.

Nach seinem Eintrittt in die Uterinhöhle wird das Ei von der Schleimhaut des Uterus umwuchert. Nachdem dann das Ei sich vergrössert hat, so dass es die ganze Uterinhöhle ausfüllt, wird es auch von der die Innenwand des Uterus auskleidenden Schleimhaut überzogen. Auf diese Weise bilden sich die beiden mütterlichen Eihüllen, die man als die hinfälligen Häute, membranae deciduae, bezeichnet und in die äussere hinfällige Haut oder Decidua vera und die innere hinfällige Haut oder Decidua reflexa unterscheidet. Derjenige Theil der Uterinschleimhaut, an welchem das Ei vermittelst der wuchernden Chorionzotten festgewachsen ist, bildet die mütterliche Placenta, man nennt ihn auch Decidua serotina (p u Fig. 137). Bei normaler Lage der Placenta ist dieselbe stets im oberen Theil des Uterus festgeheftet, nahe an der Einmündungsstelle der Tuben (o).

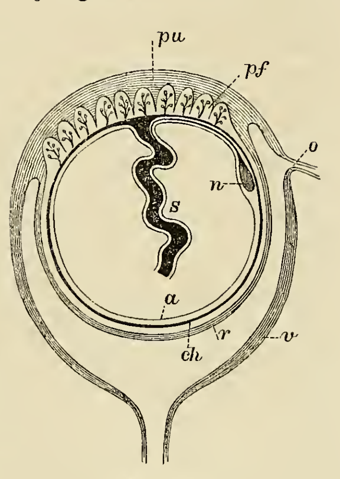


Fig. 137.

Hiernach besteht das Ei, nachdem es seine definitive Ausbildung gewonnen hat, von aussen nach innen aus folgenden Hüllen: 1) Decidua vera (v). Sie ist die umgewandelte Schleimhaut des Uterus, die ihr Flimmerepithel verloren hat und nur noch wenige Reste von Uterindrüsen enthält; bei dem Wachsthum des Eies wird sie immer dünner, ihr Gewebe besteht neben den Gefässen aus einer amorphen Bindesubstanz. (In unserer nach Kölliker entworfenen schematischen Abbildung wurde der Raum zwischen dieser und der folgenden Haut grösser gelassen, als er in diesem Entwicklungsstadium der Eihüllen ist.) 2) Decidua reflexa (r). Sie geht am Rand der Placenta continuirlich in die Decidua vera über und stimmt in ihrem Bau mit dieser überein, abgesehen davon dass sie vom 3. Monat an gefässlos ist. 3) Das Chorion (ch) ist eine dünne bindegewebige Haut, ganz gefässlos, ausgenommen an der Placenta, wo sie sich an der Bildung der Placenta foetalis (p f) betheiligt; gegen die Decidua reflexa, an der sie durch spärliche Zöttchen festgeheftet ist, wird sie durch ein Epithel begrenzt. 4) Das Amnion (a) überzieht die ganze Innenseite des Eies und den Nabelstrang. Es ist eine dünne seröse Haut, an der der Höhlung zugewendeten Seite mit einem einfachen Pflasterepithel bedeckt.

Wir haben die Placenta in eine Placenta foetalis und eine Placenta uterina unterschieden. Bei vielen Thieren lassen sich auch am reifen Ei noch die zwei Placenten mechanisch von einander trennen, am menschlichen Ei sind dagegen beide innig mit einander verwachsen. Die Placenta foetalis besteht aus den

Chorionzotten, in welche die Gefässe der Allantois hineingewachsen sind, um sich in ihnen zu einem Capillarnetze aufzulösen. Die Zotten bilden in Gruppen beisammen stehend die so genannten Cotyledonen, unregelmässig polygonale Lappen, in deren Zwischenräume das Gewebe der mütterlichen Placenta hineinwuchert. Die Structur der fötalen Placenta stimmt im wesentlichen mit derjenigen des übrigen Chorion überein, abgesehen von der durch die Betheiligung der Allantois herbeigeführten Bindegewebs- und Gefässwucherung in den Zotten. Ebenso stimmt der Bau der Placenta uterina mit dem Bau der Decidua überein; ausgezeichnet ist jene nur durch ihren Gefässreichthum und durch das eigenthümliche Verhalten der Gefässe. Die Arterien gehen nämlich nicht in Capillaren sondern in sinuöse Räume ohne selbständige Wandung über, welche die Zotten umgeben, und aus welchen sich das Blut in das grosse Randgefäss der Placenta (den ringförmigen Sinus) sammelt, aus diesem gelangt es dann in die Nabelvene. Darnach findet in der Placenta eine sehr bedeutende Erweiterung des Strombettes statt, der eine beträchtliche Verlangsamung des Blutstroms entsprechen muss. Aus diesem Grunde sind auch Circulationsstörungen, Blutstockungen, Apoplexieen in der Placenta nicht selten.

Der Nabelstrang (s Fig. 137) besteht 1) aus der vom Amnion gebildeten Scheide, 2) aus den Nabel- oder Placentargefässen, 3) aus einem von der Allantois herrührenden gallertigen Bindegewebe, der Wharton'schen Sulze. Dazu kommen zuweilen noch 4) kleine Dottersackgefässe, die Reste der art. und ven. omphalo-mesenterica. An der Stelle der Einsenkung in die Placenta findet man noch bei der Geburt häufig die rudimentäre Nabelblase (n). Seltener wird das Rudiment des Epithelüberzugs der Allantois als kleines Bläschen in den Nabelstrang eingeschlossen gefunden.

§. 247. Schwangerschaft und Geburt.

Der Eintritt der Schwangerschaft ist durch keine sichern Symptome gekennzeichnet. Est im Verlauf verräth sich dieselbe durch das Ausbleiben der Menstruation, durch das Wachsen der Milchdrüsen, und manchmal ausserdem durch krankhafte Allgemeinerscheinungen. Keines dieser Symptome ist jedoch constant, auch die Menstrualblutung tritt zuweilen in den ersten Monaten noch ein. Die Ursachen der genannten Schwangerschaftserscheinungen sind zum Theil dunkel. Das Ausbleiben der Menstruation erklärt man daraus, dass der Blutzufluss zu den Genitalien ausschliesslich auf die Ernährung des Eies verwendet wird. Manche andere Erscheinungen, wie Erbrechen, Störungen der Circulation und Verdauung, lassen sich aus dem mechanischen Druck, welchen der sich ausdehnende Uterus ausübt, ableiten. Die normale Dauer der Schwangerschaft beträgt 280 Tage (10 Mondsmonate), doch kann die Dauer sowohl eine etwas längere als eine kürzere sein, selbst bei einer Verkürzung dieser Zeit um 2 Monate ist das Kind meistens noch lebensfähig.

Die Geburt kündigt sich an durch den Eintritt der Wehen, meist in regelmässigen Pausen auftretender Contractionen des Uterus, die mit schmerzhaften Empfindungen verbunden sind. Durch diese Contractionen

wird der Inhalt des Uterus, das Ei, gegen den Muttermund hin gedrängt. Der Mutterhals verkürzt sich und der Muttermund erweitert sich. Die Eihäute treten als prall gespannte Blase vor den Muttermund: diese Blase platzt endlich, worauf das Fruchtwasser abfliesst und der voranliegende Kindestheil, meist der Kopf, und dann das ganze übrige Kind aus dem Uterus ausgestossen wird. Indem der Uterus in seinen Contractionen fortfährt, löst sich die Placenta von der Gebärmutterwandung ab und wird gleichfalls ausgestossen, die s. g. Nachgeburt.

Nach vollendeter Geburt ist die ganze ihrer Schleimhaut beraubte Innenfläche des Uterus eine Wundfläche, die zuerst blutiges, später eitriges und zuletzt seröses Exsudat (die Lochien) aussondert und während dessen allmälig heilt, indem sich die verlorne Schleimhaut wieder ersetzt.

Die Bewegungen des Uterus bei der Geburt geschehen nach dem Modus der Bewegungen aller Organe mit glatten Muskelfasern. Die Bewegung geht peristaltisch von der Vagina und dem Cervix uteri auf den Uteruskörper über, an welchem sich dicht über dem Fötus eine tiefe Einschnürung bildet. Centralorgan für die Bewegungen des Uterus ist nach Budge und Valentin das kleine Gehirn. Reizung desselben ruft, wie Spiegelberg bestätigt hat, immer Uteruscontractionen hervor. Ausserdem können, wie Letzterer gemeinsam mit Schiff fand, vom Rückenmark, namentlich dem Lenden- und Sacraltheil desselben, aus entweder Uteruscontractionen hervorgerufen oder auch schon bestehende Contractionen gehemmt werden. Schiff erklärt dies aus seiner Hypothese, dass die so genannte Hemmung immer auf Erschöpfung beruhe. Doch könnte man offenbar auch vermuthen, dass zweierlei Fasern, hemmende und erregende, sich vom Rückenmark zum Uterus begeben. Die Bahnen, auf welchen sowohl vom Cerebellum als vom Rückenmark aus die Innervation zum Uterus geleitet wird, liegen wahrscheinlich in den Verbindungen des Bauchgrenzstrangs mit dem Rückenmark und dann in den Sacralnerven. Die Angabe von Kilian, dass Reizung des Vagus erregend auf den Uterus wirke, konnte Spiegelberg nicht bestätigen. Die zuweilen bei solcher Reizung allerdings eintretenden Uteruscontractionen erklärt er aus der in Folge des Herzstillstandes eintretenden Blutstockung. Die letztere soll leicht die Uterusbewegungen hervorrufen, und Spiegelberg ist geneigt, auch die Geburtswehen nicht aus einer Innervation durch die erwähnten Centralorgane sondern aus einer localen Circulationsstörung abzuleiten *).

Eine ausführlichere Darstellung der Physiologie der Schwangerschaft und der Geburt gibt die theoretische Geburtshülfe.

*) Spiegelberg, Zeitschr. f. rat. Med., 3. R. Bd. 2.



Nachträge.

Zu §. 139.

Schiff hat durch Experimente und pathologische Beobachtungen den Beweis zu führen gesucht, dass der Milz eine wesentliche Function bei dem Verdauungsgeschäfte zukomme. Durch die Beobachtung, dass das Infus des Pankreas erst längere Zeit, nachdem die bei der Verdauung in ihm vorhandene congestive Röthe eingetreten ist, die Fähigkeit gewinnt Eiweiss zu verdauen, wurde Schiff auf den Gedanken geführt, es möchte ein anderes Organ existiren, welches das Blut der verdauenden Thiere erst allmälig in eine zur Erzeugung des Pankreasfermentes geeignete Beschaffenheit überführe. Der wesentliche Unterschied zwischen Magen und Pankreas bestünde hiernach darin, dass das letztere nicht wie der erstere unmittelbar aus den Peptogenen des Blutes sich mit Verdauungsferment zu laden vermöchte. Jenes dem Pankreas beigegebene Organ soll nun die Milz sein. Schiff führt hierfür an, dass nach Milzexstirpation das Pankreasinfus seine eiweissverdauende Kraft einbüsse, und dass dagegen die Verdauungskraft des Magens erhöht werde. Letzteres kann man daraus erklären, dass mit der Functionseinstellung des Pankreas mehr Peptogene im Blut zurückbleiben und mit der Menge der letzteren nach Schiff's Beobachtung die „Ladung" des Magens zunimmt. Ob die Wirkung der Milz direct auf das Blut oder durch einen von der Milz erzeugten Stoff erst innerhalb des Pankreas geschehe, lässt Schiff noch dahingestellt *). Die ganze Ladungshypothese, deren Grundzüge wir in den §§. 88 und 96 gegeben haben, und zu der diese Theorie der Milzfunction die Ergänzung bildet, beruht zunächst auf der durch mehrere Beobachter hinreichend sichergestellten Thatsache, dass die Verdauungskraft der Secrete in Folge der Verdauung erhöht wird. Trotzdem haben wir vorerst noch Bedenken getragen, diese Hypothese unserer Darstellung zu Grunde zu legen, da jene Grundthatsache auch ohne sie, aus der überhaupt in Folge der aufgenommenen Nahrung erhöhten Congestion zu den Drüsen, erklärlich ist, die directer beweisenden Gründe aber, bei der Schwierigkeit vivisectorische Versuche dieser Art von jeder Störung frei zu halten, noch einer allgemeineren Bestätigung bedürfen, ehe die Umwandlung, welche die Ernährungsphysiologie hierdurch erfahren würde, in dem Lehrbuch eine Stelle finden kann.

Zu §. 130 und §. 145.

Aus dem Umstand, dass das ausgeschnittene Herz kaltblütiger Thiere im Sauerstoffgas länger fortpulsirt als in andern Gasen, war man häufig geneigt zu

*) Schiff, schweizerische Zeitschrift für Heilkunde, Bd. 1.

schliessen, der normale Reiz für die Herzcontractionen sei das im Blute enthaltene Sauerstoffgas. Dagegen hat Traube Versuche angestellt, welche umgekehrt zur Annahme berechtigen, dass die Kohlensäure des Blutes dieser Reiz ist. Traube öffnete einem Thier den Thorax, brachte den Lungen desselben einige Oeffnungen bei und band in die Trachea eine mit einem Gasometer in Verbindung stehende Röhre ein, in welchem ein Gasgemenge aus Stickstoff, Kohlensäure und Sauerstoff enthalten war, das unter einem gleichmässigen Druck durch die Lungen getrieben wurde. Ueberwog nun in diesem Gasgemenge die Kohlensäure, so trat eine beträchtliche Verlangsamung der Herzcontractionen und eine Steigerung des Druckes im Aortensystem ein. Wurde dagegen dreimal so viel Sauerstoff, als die atmosphärische Luft enthält, durch die Lungen getrieben, so hatte dies keinen Einfluss auf die Herzcontractionen. Durchschneidung der beiden Vagi, während der Kohlensäurestrom durch die Lungen gieng, bewirkte Beschleunigung der Herzschläge und eine enorme Steigerung des Blutdrucks. Traube schliesst aus diesen Thatsachen, dass die Kohlensäure sowohl auf die Hemmungsnerven als auf die Erregungsnerven des Herzens als ein Reiz wirkt*). Unverkennbar macht das Resultat dieser Versuche auch die in §. 145 aufgestellte Alternative, ob Sauerstoffmangel oder Kohlensäureüberschuss der normale Athmungsreiz sei, wieder zu Gunsten des letzteren zweifelhafter. Denn wenn die Kohlensäure den Vagus als Herznerven erregt, so liegt die Vermuthung nahe, dass sie ihn auch als Athmungsnerven erregen werde. Doch scheinen uns hiergegegen immer noch die in §. 145 angeführten Versuche von W. Müller einen triftigen Einwand zu bilden. Es steht zu hoffen, dass diese aus den bisherigen Arbeiten noch nicht mit voller Sicherheit zu entscheidende Frage baldigst ihre definitive Beantwortung finde. — Bei dieser Gelegenheit sei als fernerer Nachtrag zu den Literaturnachweisen des §. 145 bemerkt, dass wir den Untersuchungen Traube's die Feststellung der centripetalen Wirkung der zu den Lungen verlaufenden Fasern des nervus vagus verdanken. Er fand zuerst, dass schwächere Erregung des centralen Endes der durchnittenen Nerven Beschleunigung der Athemzüge, stärkere Erregung desselben Inspirationstetanus erzeugt. Traube erschloss hieraus die reflectorische Wirkung des Vagus bei der Athmung**).

*) Traube, allg. med. Centralzeitung, 1862, Nr. 25.

**) Traube, medicinische Zeitung des Ver. f. Heilk. in Preussen, 1847 Nr. 5
Pflüger, über das Hemmungsnervensystem, Berlin 1857, S. 10.

Sach-Register.

Autoren-Register.

Druckfehler.

Seite	120	Zeile	6	von oben	lies	Hornsubstanz statt Harnsubstanz.
„	122	„	8	„ unten	„	„ „ „
„	144	„	8	„ „	„	Rolle statt Stelle.
„	248	„	24	„ oben	„	Albumin statt Caseïn.
„	253	„	14	„ unten	„	Beimengungen statt Bleimengungen.
„	332	„	21	„ „	„	unteren statt mittleren.
„	404	„	14	„ „	„	Zerspaltung statt Zersetzung.
„	408	„	2	„ „	„	geronnenen statt gewonnenen.
„	415	„	21	„ „	„	polarisirbaren statt unpolarisirbaren.
„	472	„	2	„ oben	„	Muskelerregung statt Muskelbewegung.
„	512	„	17	„ unten	„	von statt vor.







